

琉球大学学術リポジトリ

細胞キメラ利用による栄養繁殖性ネギ類の育種に関する研究

メタデータ	言語: 出版者: 安谷屋信一 公開日: 2010-03-15 キーワード (Ja): 細胞キメラ, ワケギ, 乾物生産, 育種, 生育特性, 光合成, 増殖 キーワード (En): Allium, Breeding, Cytochimeras 作成者: 安谷屋, 信一, 野瀬, 昭博, Adaniya, Shinichi, Nose, Akihiro メールアドレス: 所属:
URL	http://hdl.handle.net/20.500.12000/16287

第5章 生育特性

第1節 緒言

前章で明らかにしたように、ワケギの単位葉面積当たりの気孔面積は、2倍性および2-4-4より4倍体および4-2-2で大きかった。このような表皮形態の違いは、植物の環境適応能力に影響を及ぼすと考えられる。実際、Adaniya・Tamaki(1991)は、冬季の栽培で、4-2-2の収量が2倍体、2-4-4、4倍体より向上したことを報告している。

本章では、表皮形態の違いが生育に及ぼす影響を調査する目的で、秋季の比較的高い温条件下および冬季の低温条件下で、2倍体、4倍体、細胞キメラ(4-2-2、2-4-4)の生育特性を調査した。

第2節 材料および方法

(1) 秋季における生育特性

材料は、1989年にコルヒチン処理によって育成したワケギ(*Allium wakegi* Araki cv. Shunegi)の2倍体、4倍体、および4-2-2、2-4-4細胞キメラ体を供試した。

2倍体、4倍体および4-2-2、2-4-4植物の種球(鱗茎)は、それぞれ 0.70 ± 0.04 、 0.75 ± 0.04 、 0.79 ± 0.03 および 0.78 ± 0.04 gの重さに調整した。1992年9月24日に、1系統当たり9球、4系統の合計36球をプラスチック製プランター(73×45×25cm)に無作為に配置し、合計21プランターに植え付けた。培地は、土と堆肥を3:1

の割合で混和して用いた。肥料は、くみあい液肥2号(N:P:K= 10:5:8)の500倍液を1日おきに施した。

生育調査は、草丈、分けつ数、葉数、葉面積、生重(根部を除く)および乾物重について行った。調査は、植付け後20日目から開始し、7日毎に計6回の調査を行った。1回の調査に用いた個体数は、1系統当たり17個体とした。葉面積は、切除した各葉身を葉軸に沿って切り開いて葉面積を計測し、1株の全容面積を算出した。葉面積の計測には自動葉面積計(林電工 AAM-8)を用いた。乾物重の測定には通風乾燥器(東洋制作所製)を用い、100℃、2時間で処理後、80℃ 48時間乾燥処理した。

調査期間中(1992年10月14日～11月18日)の日平均気温は、平均26.1℃、最高気温33.3℃および最低気温18.9℃であった。

(2) 冬季における生育特性

材料は、秋季の生育特性に供した同じワケギの倍数体および細胞キメラ体を供試した。

1992年9月15日に、各系統を前記の培地に植え付けた。11月5日に、植物体を掘上げ、根部を切除し、葉鞘下部末端から7cmの長さに切り揃え、2倍体、4倍体、4-2-2 および2-4-4の植物体重を、それぞれ 0.86 ± 0.04 (SD)、 1.64 ± 0.07 、 1.08 ± 0.03 および 1.41 ± 0.06 g に調整した。調整した植物体は、培地をパミスサンドとした120×43×11 cmのプランターに1系統当たり48個体を植え付けた。肥料は、大塚ハウス1号(N:P:K=10:8:27)、2号(N:P:K=11:0:0)の1000倍液を1日1回施用した。第1回目の調査は、植え付け後26日目の12月2日に行い、1系統当たり15個体を採取した。その後7

日間毎に計5回調査した。

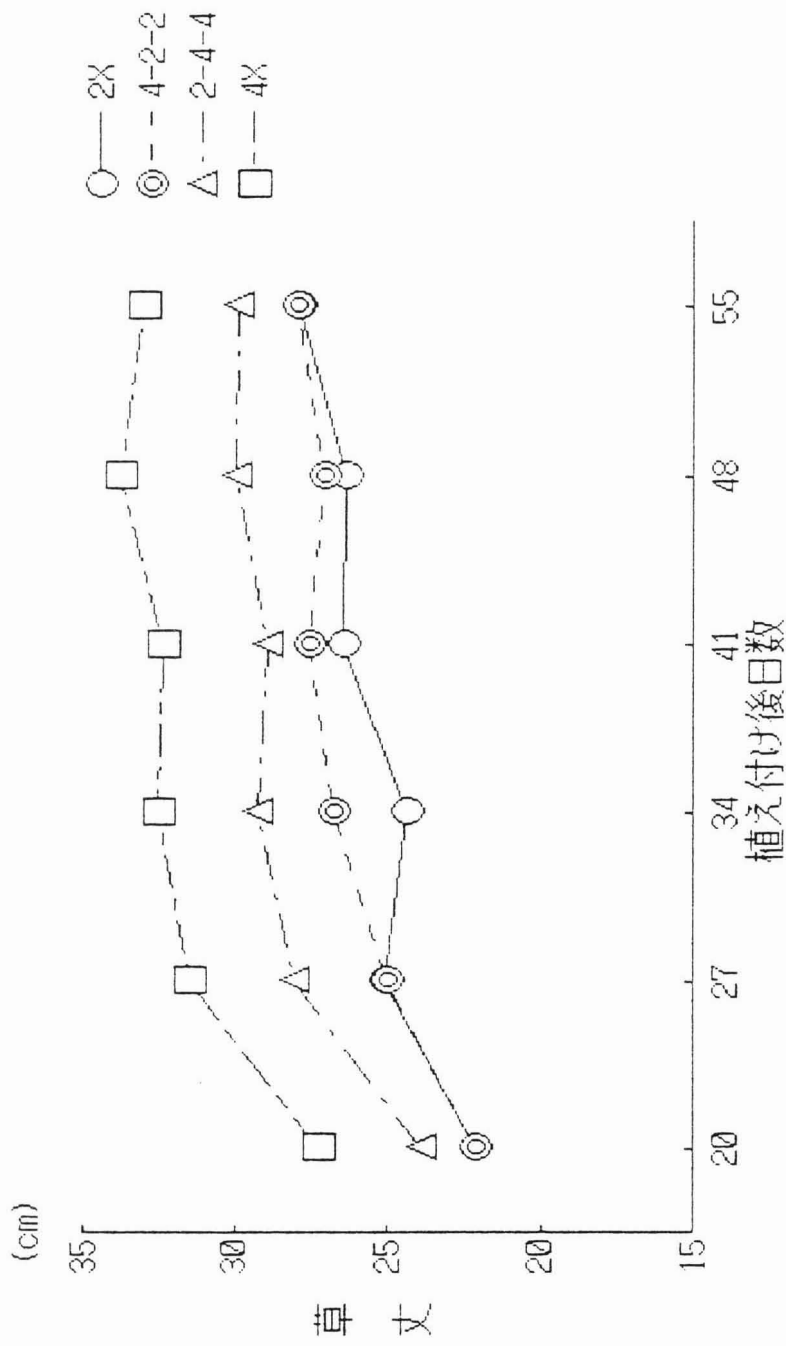
生育調査および植物体の乾燥処理は、秋季の生育特性調査と同様にして行った。調査期間中（1992年12月9日～12月30日）の日平均気温は、平均20.2℃、最高気温26.0℃および最低気温14.3℃であった。

第3節 結果

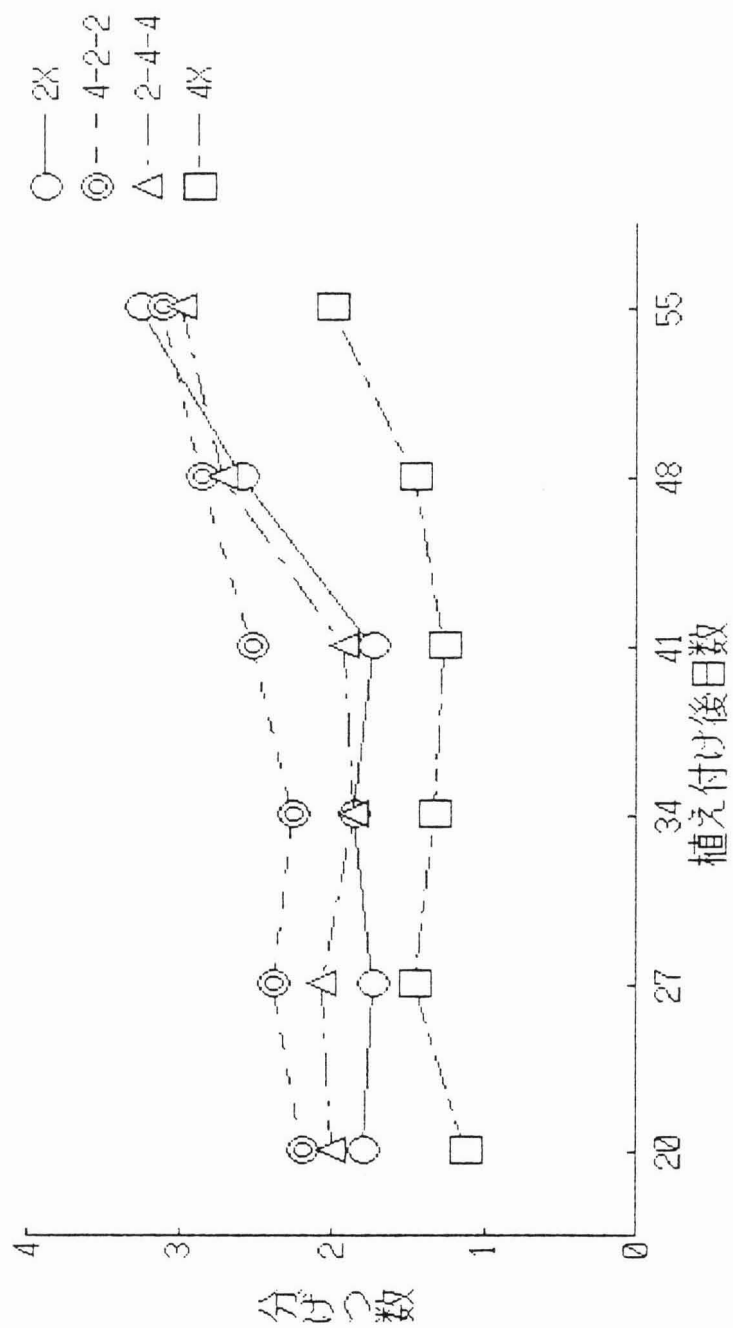
（1）秋季における生育特性

第20図～第25図に2倍体、4倍体、4-2-2および2-4-4系統の草丈、分けつ数、葉数、株当りの葉面積、生重および乾物重を示した。

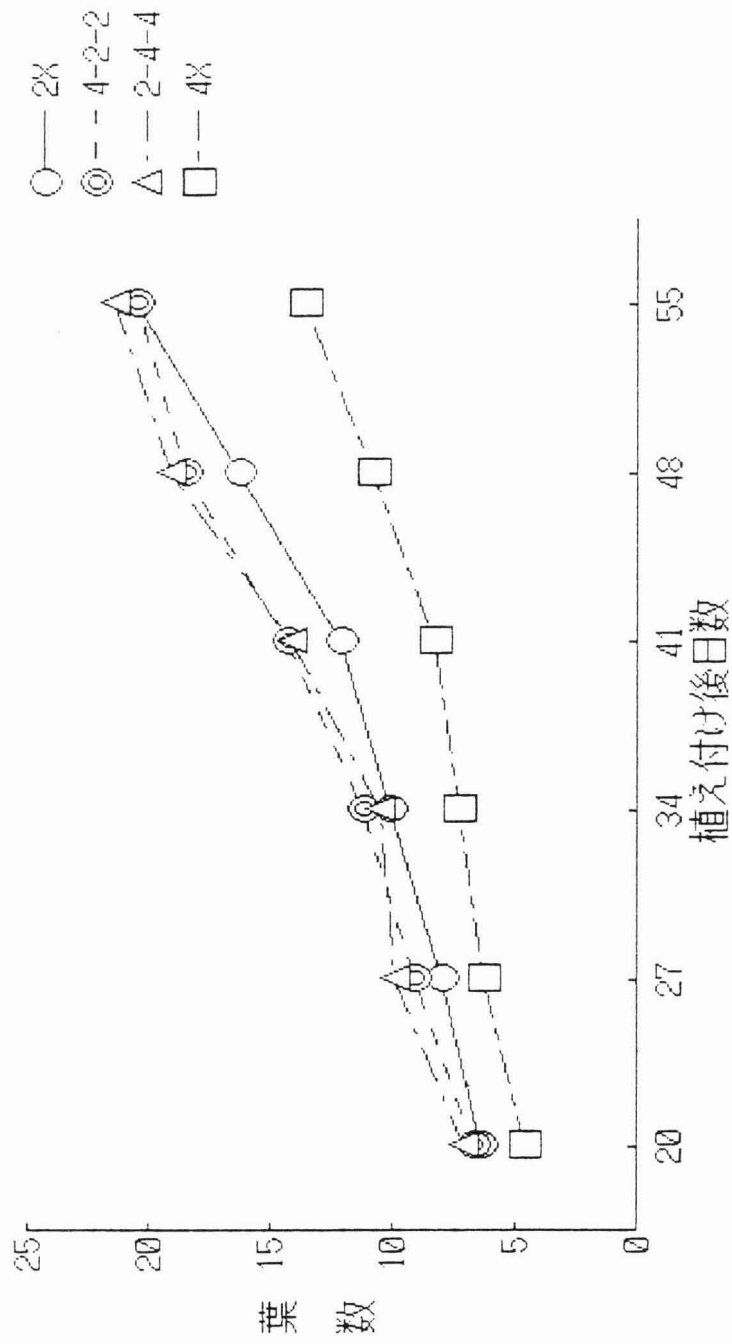
草丈は、いずれの調査時にも4倍体、2-4-4、2倍体または4-2-2の順に高かった（第20図）。分けつ数は、植え付け後48日目まで4-2-2が多くなる傾向にあったが、最終調査時の55日目には2倍体、4-2-2および2-4-4間には、明確な差異は見られなかった。一方、4倍体の分けつ数は、いずれの系統よりも終始低い値を示した（第21図）。葉数は、4倍体で終始少なかったが、2倍体、4-2-2および2-4-4の間で有意差はなかった（第22図）。しかし、葉面積は、いずれの調査時にも2-4-4が、最も低い値を示す2倍体より有意に大きかった（第23図）。生重は、植え付け後34日目までは4倍体および2-4-4が2倍体および4-2-2より有意に高い値を示した。植え付け後41～48日目では4倍体および2-4-4が2倍体より有意に高くなった。しかし、最終調査時には、いずれの系統間にも有意差はなかった（第24図）。全乾物重は、最終調査時に2-4-4が最も高い値を示し、2倍体において低い値を示した（第25図）。



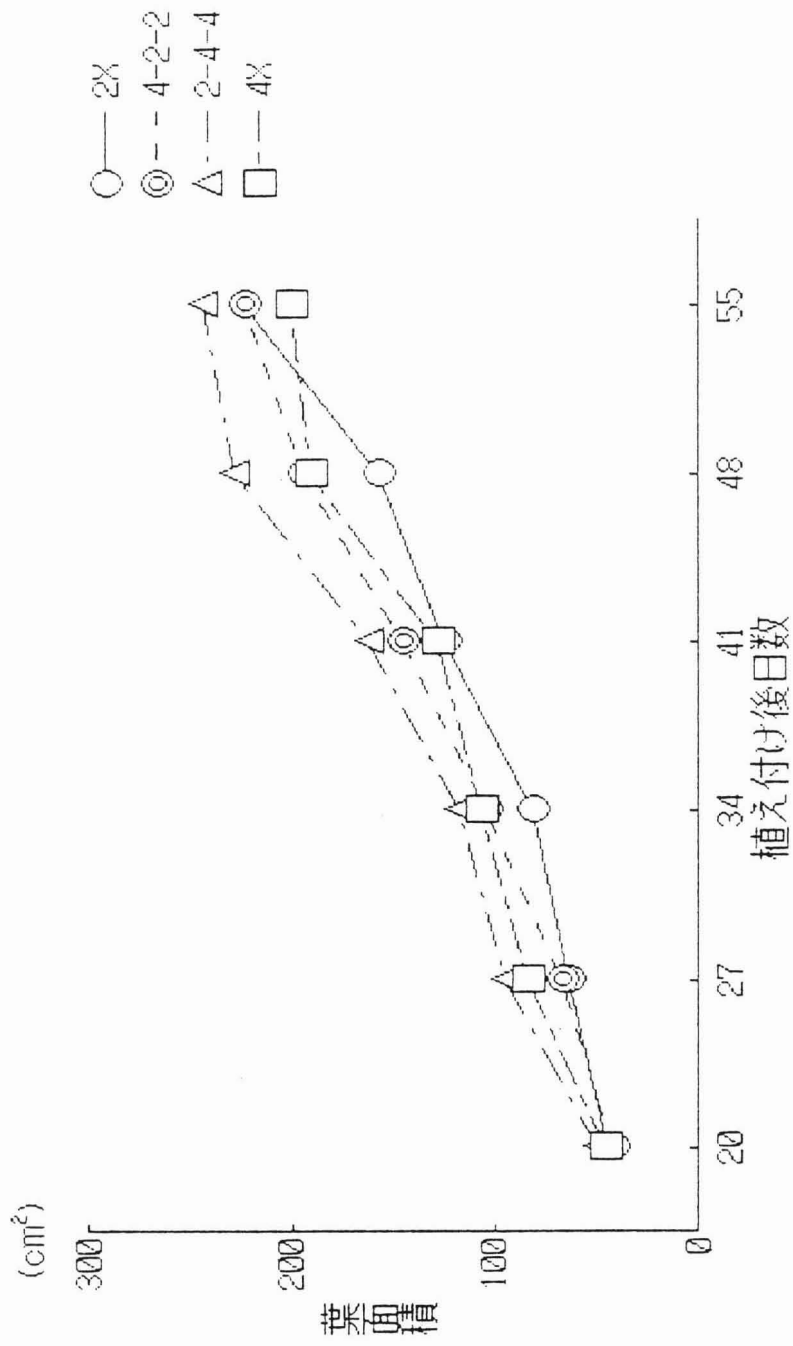
第20図 秋季における2倍体, 4倍体および細胞キメラ体の草丈



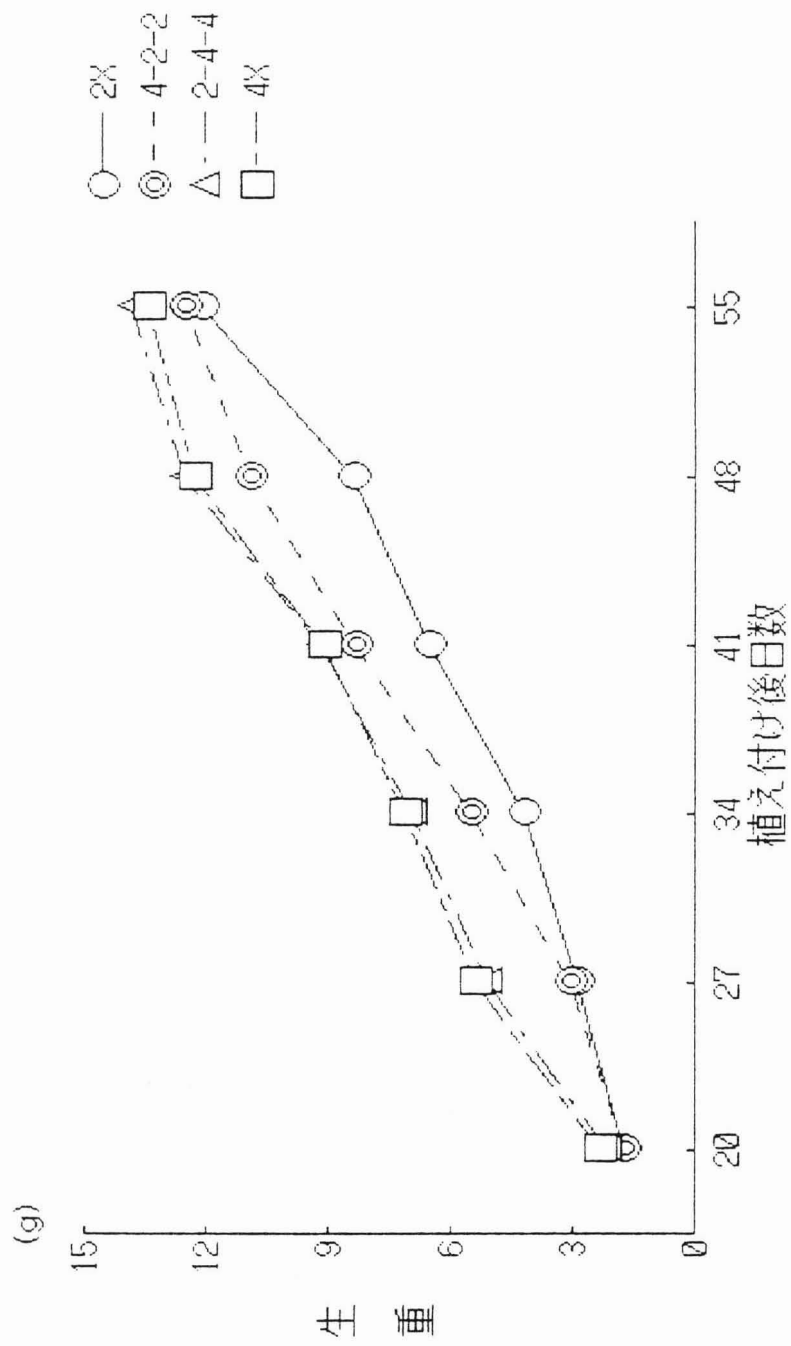
第21図 秋季における2倍体, 4倍体および細胞キメラ体の分げつ数



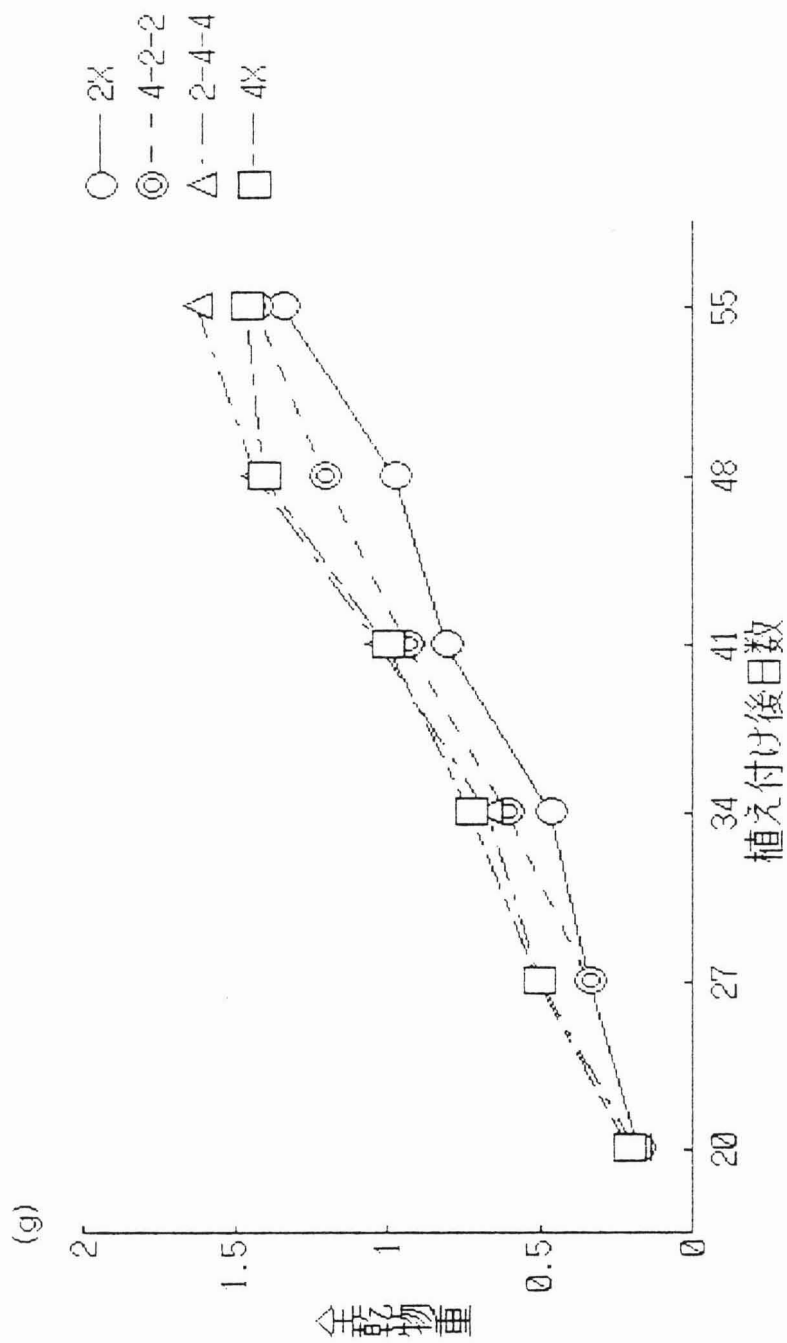
第22図 秋季における2倍体, 4倍体および細胞キメラ体の葉数



第23図 秋季における2倍体, 4倍体および細胞キメラ体の葉面積



第24図 秋季における2倍体, 4倍体および細胞キメラ体の生重



第25図 秋季における2倍体, 4倍体および細胞キメラ体の全乾物重

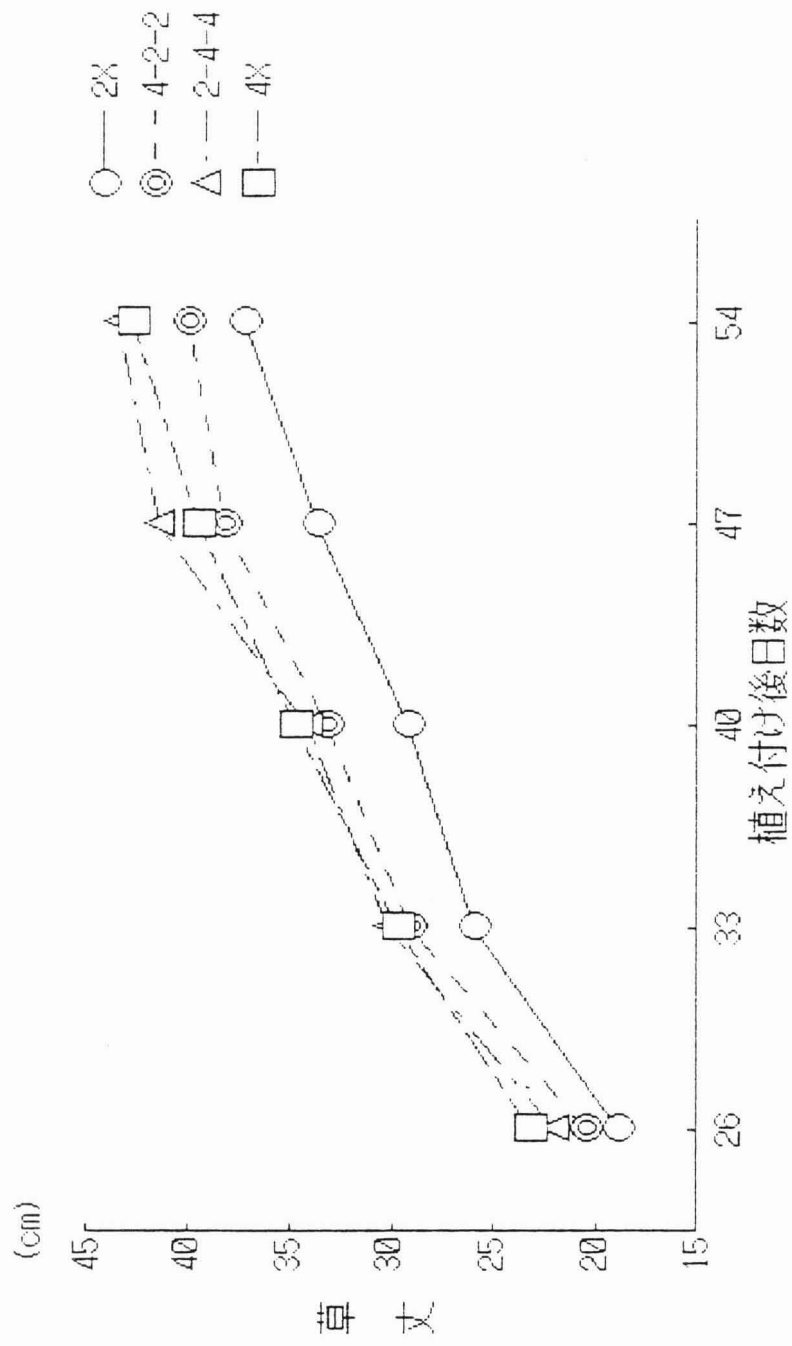
(2) 冬季における生育特性

第26図～第31図に2倍体、4倍体、4-2-2 および2-4-4 系統の草丈、分げつ数、葉数、株当たりの葉面積、生重および乾物重を示した。

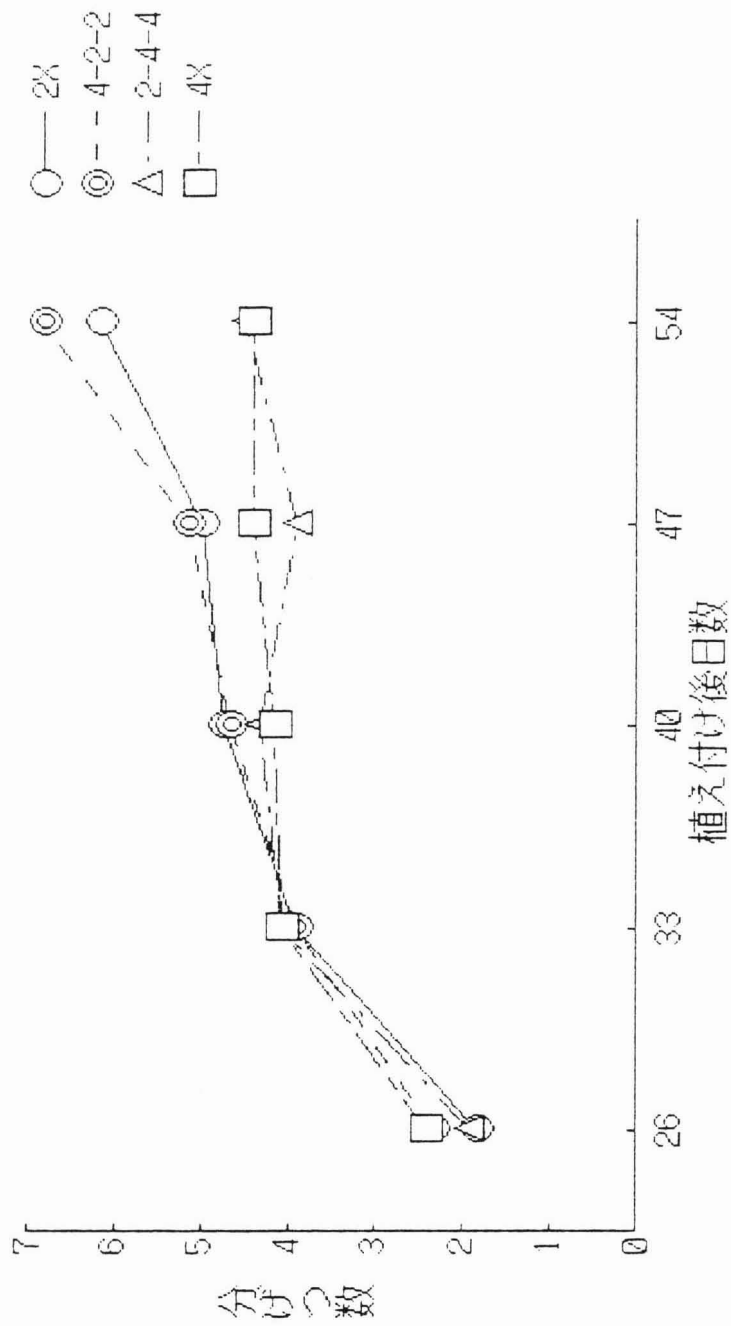
草丈は、いずれの調査時にも4倍体または2-4-4 が最も高く、次いで4-2-2、2倍体の順に高かった(第26図)。分げつ数は、植え付け後47日目以降、2倍体および4-2-2 で多くなり、最終調査時には4-2-2 が最も多く、次いで2倍体、4倍体、2-4-4 の順に多かった(第27図)。各系統の葉数は、植え付け後26日目には有意差は見られないが、植え付け後40日目以降、2倍体および4-2-2 が高い値を示し、最終調査時に2倍体、4-2-2 は4倍体、2-4-4 に比べ有意に増加した(第28図)。個体当たりの葉面積は、植え付け後40日目までは系統間に差異はなかったが、最終調査日植え付け後54日目には4-2-2 が最も高い値を示した(第29図)。生重は、最終調査時に4-2-2、4倍体、2-4-4、2倍体の順に重く、2倍体は全調査日とも最も低い値で推移した(第30図)。全乾物重は、生育中期(植え付け後40日)までは、系統間に大きな差異は認められなかったが、最終調査日(植え付け後54日)には、4-2-2 が最も重く、4倍体は最も低い値を示した(第31図)。

第4節 考察

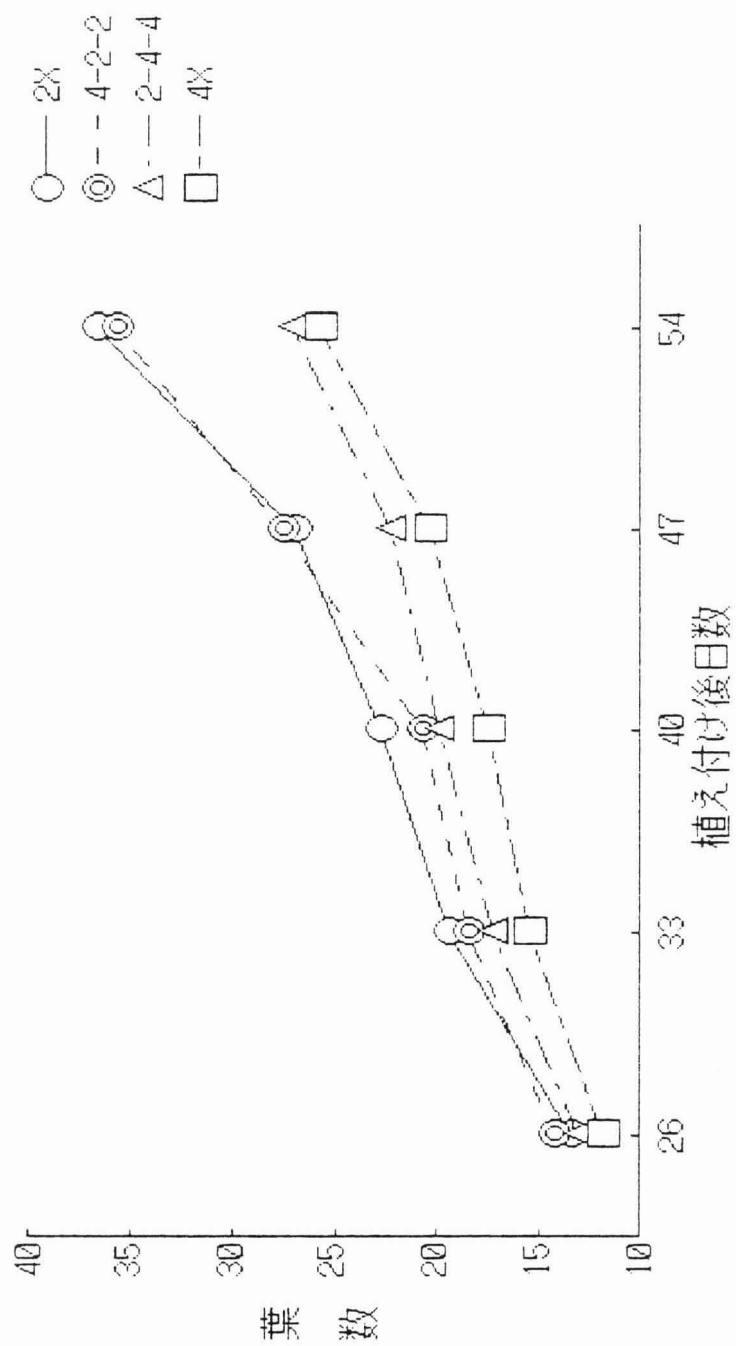
秋季の比較的高い温度条件下では、2-4-4 の生育が2倍体、4倍体および4-2-2 の生育を上回った。分げつ数および葉数は、2-4-4、2倍体および4-2-2 で多く、4倍体で最も少なかった。しかし、2-



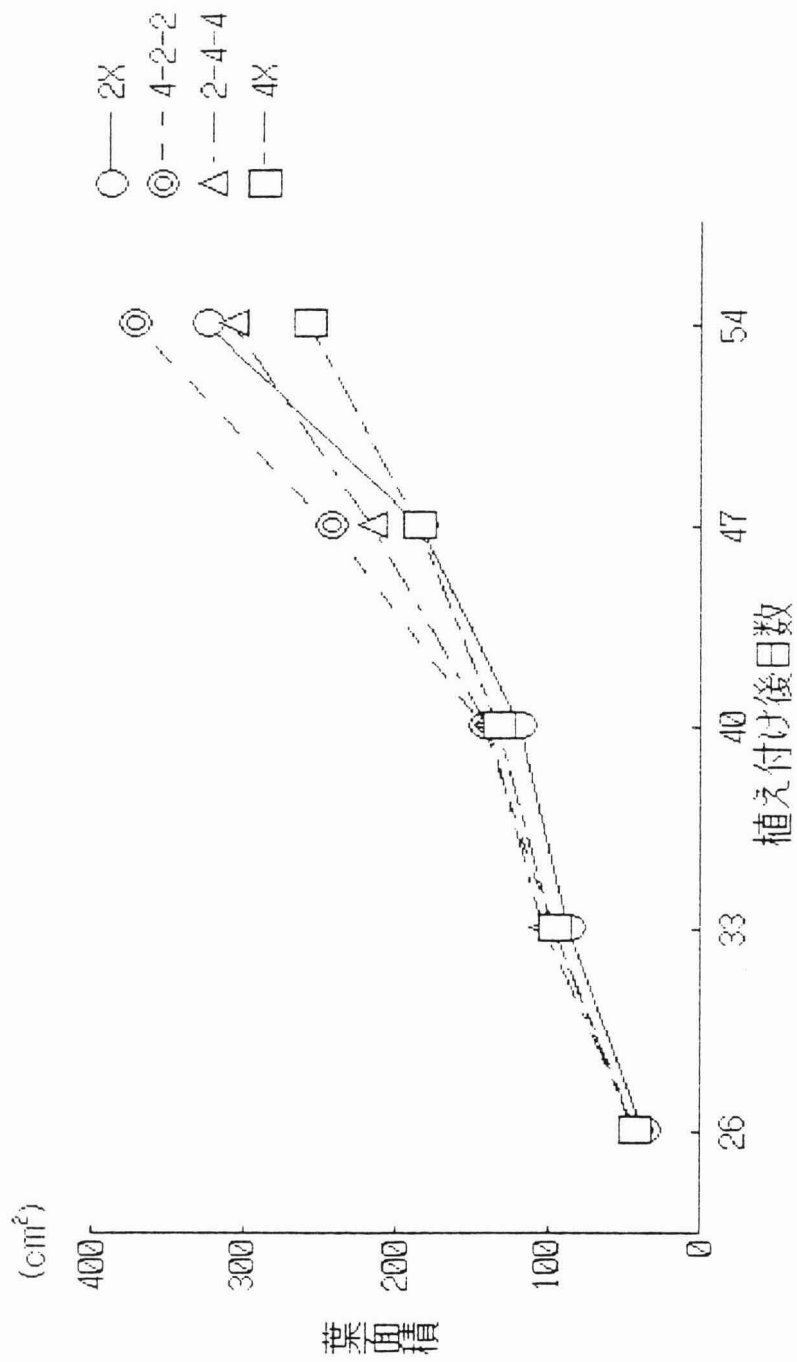
第26図 冬季における2倍体, 4倍体および細胞キメラ体の草丈



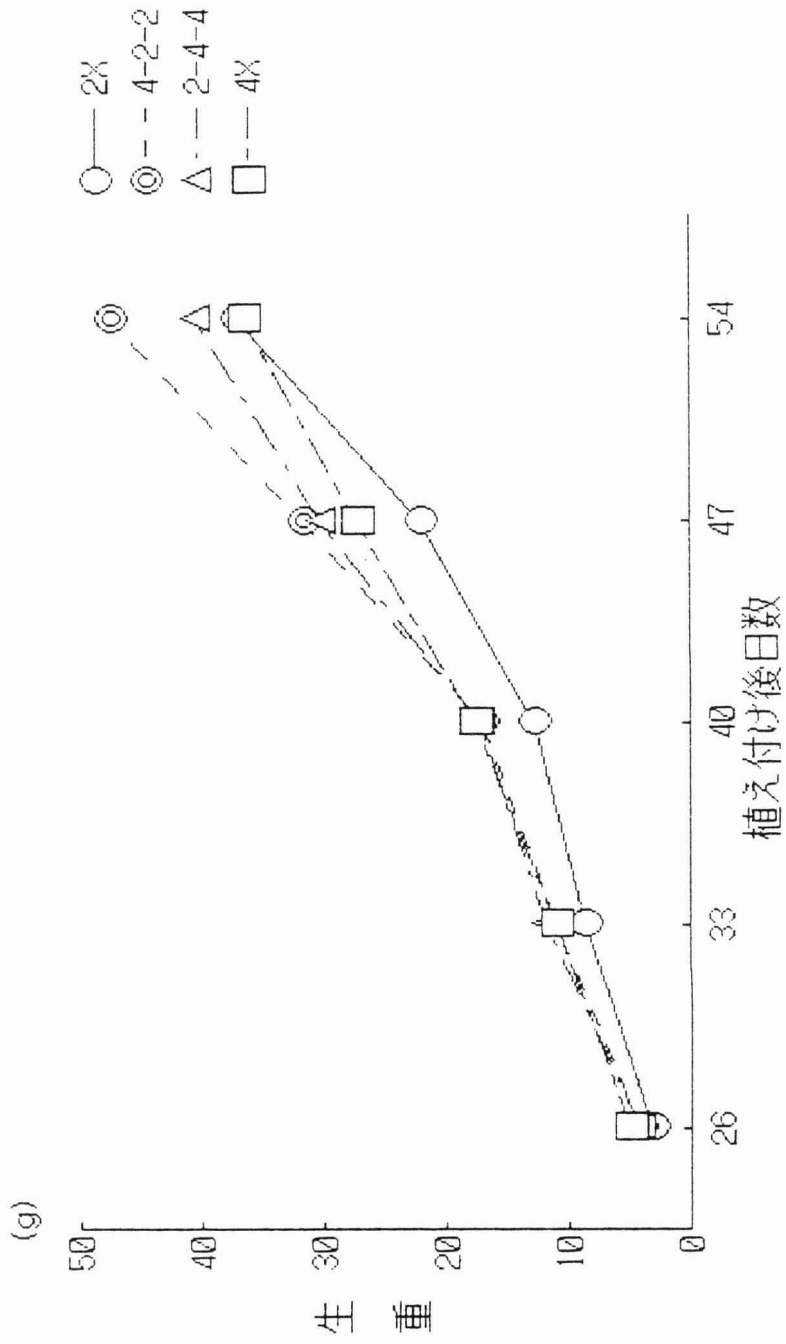
第27図 冬季における2倍体、4倍体および細胞キメラ体の分げつ数



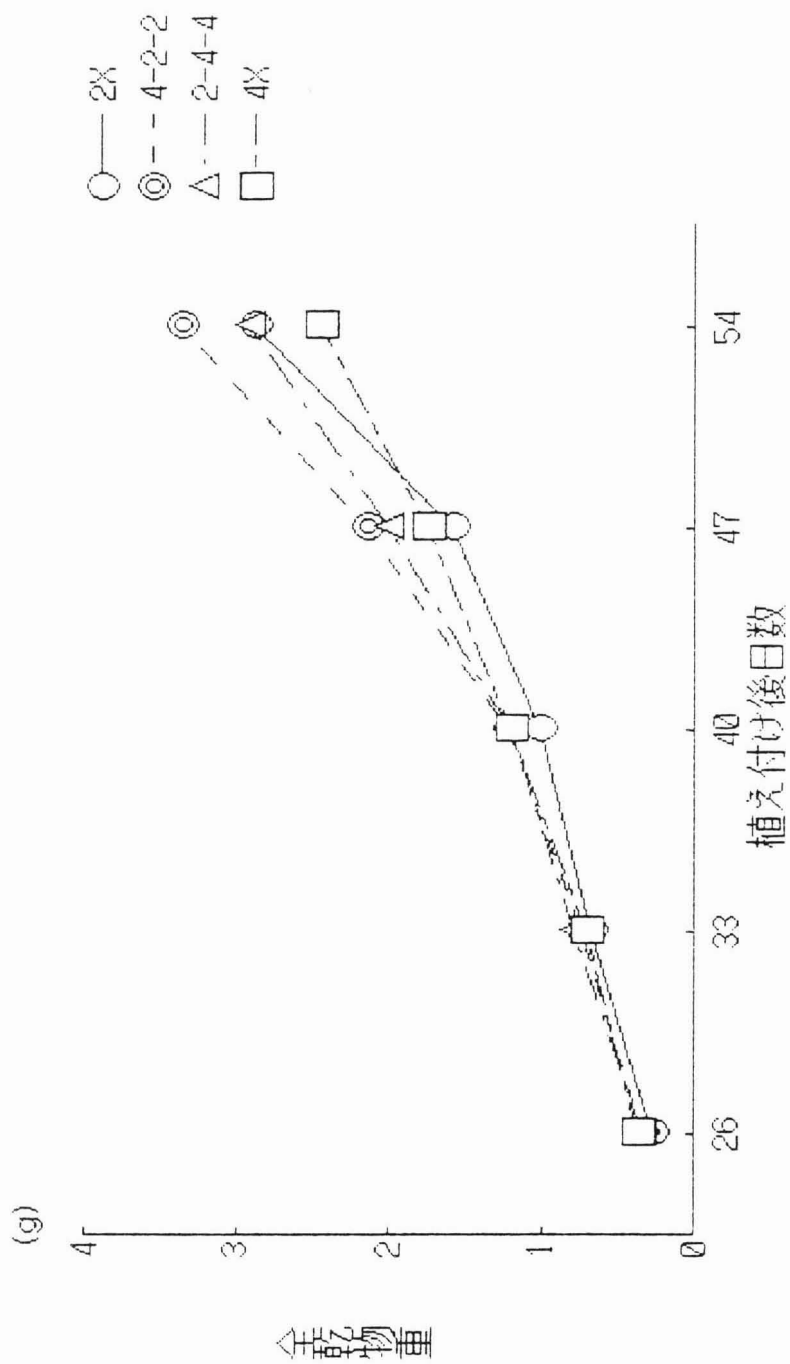
第28図 冬季における2倍体, 4倍体および細胞キメラ体の葉数



第29図 冬季における2倍体, 4倍体および細胞キメラ体の葉面積



第30図 冬季における2倍体, 4倍体および細胞キメラ体の生重



第31図 冬季における2倍体, 4倍体および細胞キメラ体の全乾物重

4-4 の草丈は、2倍体および4-2-2 より高く、葉身も長いので、1葉身の葉面積は増加し、2-4-4 の株当たりの葉面積は最も大きくなったものと思われる。秋季の栽培では、2-4-4 は葉面積拡大力が大きいいため、生育が優れたものと推察される。

冬季の栽培では、Adaniya・Tamaki (1991) の報告と同様に、4-2-2 の生育が最も良好であった。4-2-2 および2倍体の分けつ数、葉数は多かった。しかも4-2-2 草丈は2倍体より高いので、1葉身の葉面積は大きくなり、株当たりの葉面積は最も大きくなった。したがって、冬季の栽培では、4-2-2 の葉面積拡大力が最も大きくなった。

第4章で示したように、単位葉面積当たりの気孔面積は、2倍性表皮を有する系統(2倍体, 2-4-4)より、4倍性表皮を有する系統(4倍体, 4-2-2)で大きかった。このことから、低温条件下では、4倍体および4-2-2 の気孔伝導度、蒸散速度、光合成速度は、2倍体, 2-4-4 より高くなると考えられる。逆に、高温条件下では蒸散が促進され、4倍体および4-2-2 は水分ストレスを受け易くなると推察される。

秋季の比較的高い温度条件下で、2-4-4 は、4倍体や4-2-2 より水分ストレスを受けにくく、水分利用効率が高くなったので良好な生育を示したのであろう。一方、冬季の低温条件下では、過剰な水分蒸散が抑制されるので、分けつ数が多く、高い個葉の光合成能力を有すると予想される4-2-2 の生育が優れたのであろう。

第6章 光合成特性

第1節 緒言

倍数性と光合成に関して、多くの研究がある。しかし、倍数化と光合成能力の間に統一した見解は示されていない。例えば、倍数化によって光合成能力が高くなる場合 (Byrneら, 1981; Josephら, 1981; Warnerら, 1987) と低くなる場合 (Albuzioら, 1978; Gupton, 1989) が報告されている。倍数体の光合成能力の高さに関しては、クロロフィル含量の増加 (Josephら, 1981), 光合成関連酵素量の増加 (Warnerら, 1987) および拡散抵抗の減少 (Byrneら, 1981) などの関与が報告されている。一方、倍数体における光合成能力の低下に関しては、RuDPC およびPEPC の酵素活性の低下 (Albuzio, 1978) が原因であるとする報告もある。

一般に、倍数化によって葉肉細胞は拡大し、クロロフィル含量は増加する。また、表皮細胞、気孔サイズは大きくなり、気孔密度は低下する。したがって、倍数体そのものを光合成測定材料とするか、植物体の倍数化に伴う光合成能力の変化が炭酸固定系によるのか、またはガス交換系によるのかを明らかにできない。

一方、4-2-2や2-4-4などの細胞キメラ体を用い、2倍体や4倍体と比較することによって、少なくとも倍数体の光合成能力の変化に及ぼす表皮系の影響を明らかにすることが可能となると考えられる。

本章は、2倍体、4倍体、4-2-2および2-4-4の光合成特性を環境制御下および夏季高温条件下で測定し、倍数化に伴う光合成能力の変化に及ぼす表皮系の影響について検討した。

第2節 材料および方法

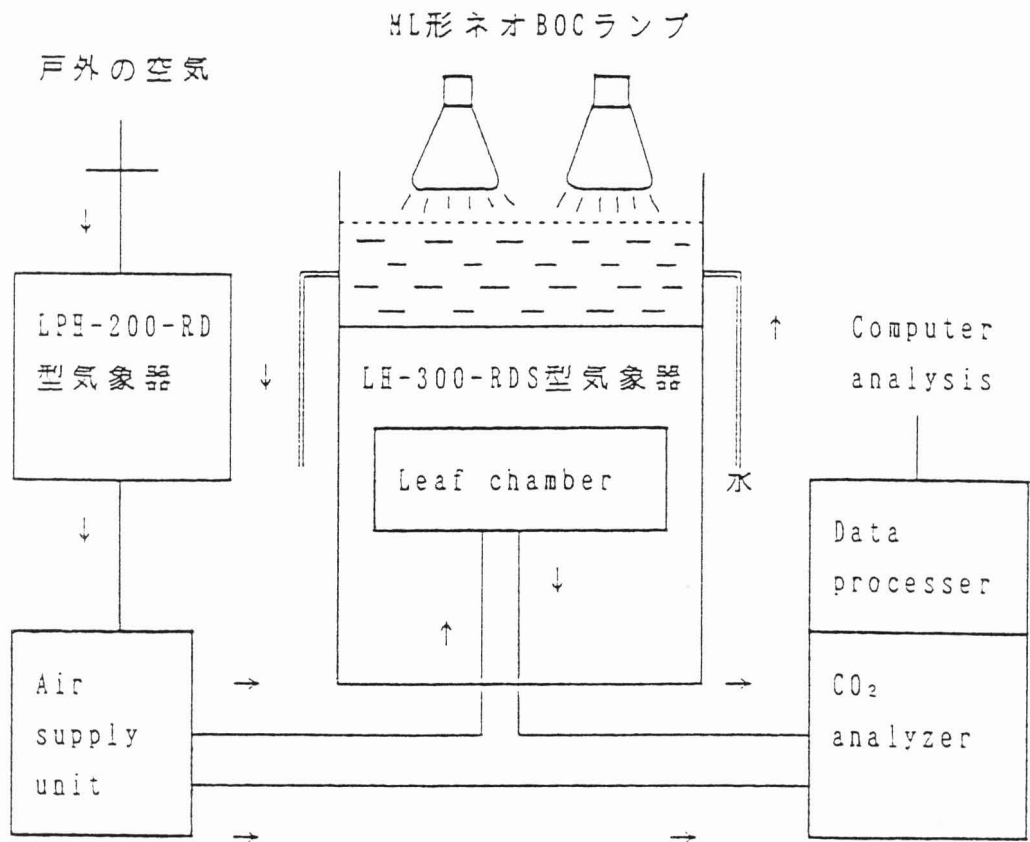
(1) 環境制御下における光合成特性

材料は、1989年にコルヒチン処理し、育成されたワケギ (Allium wakegi Araki cv. Shunegi) の2倍体、4倍体および4-2-2, 2-4-4細胞キメラ植物を供試した。

1991年11月1日に、軽砂（パミスサンド）を培地とした直径15cmのビニールポットに1球を植付けた。肥料は、大塚0-K-F1 (N:P:K=18:8:14) の500倍液を3日毎に施した。

光合成特性の測定は、携帯用光合成蒸散測定装置（ADC社）を用い、第32図に示すような方法で行った。温度および湿度の設定は、戸外から取り入れた空気の温度、湿度をLPH-200-RD型人工気象器で調整し、Air supply unit によってLeaf chamberへ導入しておこなった。CO₂濃度の調整は、そのつど戸外から空気を取入れ、CO₂濃度が359±0.1ppm になるように設定した。空気流量は、450ml/minとした。光源は、反射型ML型ネオBOCランプ（MLRBOC 400F-U）とし、光強度504±0.3 μmol/m²/sec、相対湿度60%の一定条件下で、温度を18, 22, 26および30℃に設定した。測定に用いた植物体は、測定の前1時間前から測定時の温度、湿度条件に設定したLH-300-RDS型人工気象器内に置いた。測定葉は完全展開第1葉とし、温度区当たり16葉を測定した。

光合成特性の測定後、測定部の葉面積を自動葉面積計（林電工 A AM-8）で測定し、得られた測定値を単位面積当たりに換算した。測定時の温度（葉温）、相対湿度、CO₂濃度は第7表に示した。



第32図 携帯用光合成蒸散測定装置を用いた環境制御下での
光合成測定法

第7表 環境制御下における光合成特性の測定条件

温度区 (°C)	倍数性	個体数	測定条件			葉気温差 ^z
			CO ₂ 濃度 (ppm)	光強度 ($\mu\text{E}/\text{m}^2\cdot\text{s}$)	葉温 (°C)	
18	2x	14	359.3±0.3 ^y	505.1±0.9	18.54±0.03	0.451
	4-2-2	14	358.7±0.3	506.0±0.9	18.48±0.05	0.385
	2-4-4	10	359.8±0.7	501.9±1.4	18.53±0.04	0.419
	4x	10	360.3±0.5	503.7±1.1	18.41±0.03	0.319
22	2x	12	359.3±0.5	504.8±1.3	22.46±0.06	0.373
	4-2-2	11	360.3±0.7	503.8±0.7	22.29±0.05	0.223
	2-4-4	12	360.4±0.7	505.1±1.4	22.28±0.07	0.226
	4x	11	359.8±0.7	505.8±0.9	22.20±0.06	0.186
26	2x	16	358.4±0.5	504.2±1.1	26.30±0.05	0.329
	4-2-2	10	358.6±0.4	506.5±1.0	26.14±0.03	0.136
	2-4-4	12	358.3±0.2	503.3±0.9	26.15±0.05	0.176
	4x	10	358.1±0.2	506.8±2.0	26.10±0.05	0.006
30	2x	11	357.4±0.2	502.9±1.3	30.09±0.07	0.115
	4-2-2	11	359.0±0.8	502.5±1.1	30.01±0.09	0.014
	2-4-4	10	358.5±0.5	504.0±1.4	30.20±0.04	0.129
	4x	13	358.1±0.4	503.6±1.2	29.94±0.05	-0.035

^z 葉温-チャンバー内温度

^y 平均値±SE.

(2) 圃場条件下における光合成特性

材料は、環境制御下における光合成特性に供試した同じワケギの2倍体、4倍体、細胞キメラ系統を供試した。

1992年10月15日に、プラスチックポット（直径30cm、高さ35cm）に1ポット当たり7球を植え付け、1系統当たり8ポットを供試した。培地は、島尻マージを用い、土と堆肥を3：1の割合で混和した。肥料は、くみあい液肥2号(N:P:K=10:5:8)の500倍液を3日毎に施した。

光合成特性の測定は、晴天日の午前10時から午後4時の間に行った。測定条件は、CO₂濃度、温度および湿度は自然条件とし、光強度が約1400 $\mu\text{E}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$ 、になるように調節し、1系統当たり15葉の測定を行った。測定後、葉身を切り取り、測定部の葉面積を自動葉面積計（林電工 AAM-8）で測定し、単位面積当たりの数値に換算した。測定時の温度（葉温）、相対湿度、CO₂濃度および光強度は第8表に示した。

第3節 結果

(1) 環境制御下における光合成特性

環境制御下における気孔伝導度、蒸散速度および光合成速度の結果を第33図～第35図に示した。

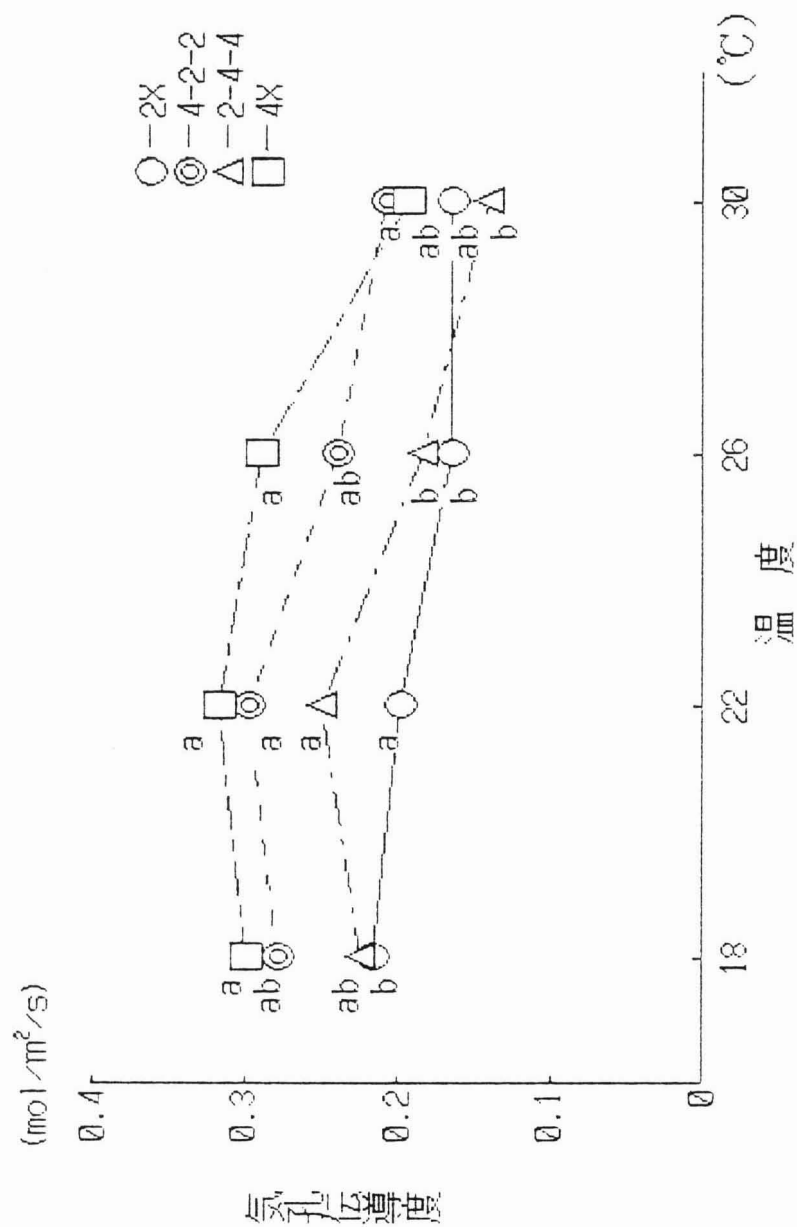
気孔伝導度は、供試系統の全てにおいて18～22℃で高く、26、30℃で低下した。4倍体および4-2-2の気孔伝導度は、いずれの温度区でも、2倍体および2-4-4よりも高い値を示した（第33図）。蒸散速度は、いずれの系統でも、温度の上昇に伴い大きくなった。い

第8表 圃場条件下における光合成特性測定条件

倍数性	個体数	相対湿度 (%)	CO ₂ 濃度 (ppm)	光強度 ($\mu\text{E}/\text{m}^2\cdot\text{s}$)	葉温 ($^{\circ}\text{C}$)	葉気温差 ² ($^{\circ}\text{C}$)
2X	10	35.9 \pm 0.6 ^y	354.9 \pm 0.6	1426 \pm 8.6	29.0 \pm 0.1	2.13
4-2X	10	35.3 \pm 0.4	355.8 \pm 0.2	1396 \pm 11.1	28.9 \pm 0.1	1.82
2-4X	10	34.5 \pm 0.2	355.7 \pm 0.2	1383 \pm 10.1	29.4 \pm 0.1	2.03
4X	10	34.7 \pm 0.2	355.8 \pm 0.1	1378 \pm 11.4	29.2 \pm 0.1	1.80

² 葉温-チャンバー内温度.

^y 平均値 \pm S.E.



第33図 種々の温度条件下における2倍体, 4倍体および細胞キメラ体の気孔伝導度

Kruskal-Wallis検定, Scheffeの多重比較 ($P < 0.05$) による検定

いずれの温度区においても、4-2-2 は最高値を示し、逆に2-4-4 は、いずれの温度区においても最低値を示した（第34図）。

光合成速度は、18および22℃において最も高い値を示し、温度が高くなるにしたがってその値は低下した（第35図）。光合成速度の系統間差は、温度勾配に関して一定の傾向がなく、各温度区における系統間の有意差は認められなかった。

気孔伝導度と蒸散速度の間には、いずれの温度区でも高い正の相関関係があった（第36図）。しかし、気孔伝導度と光合成速度間には、いずれの温度区にも相関関係は認められなかった（第37図）。

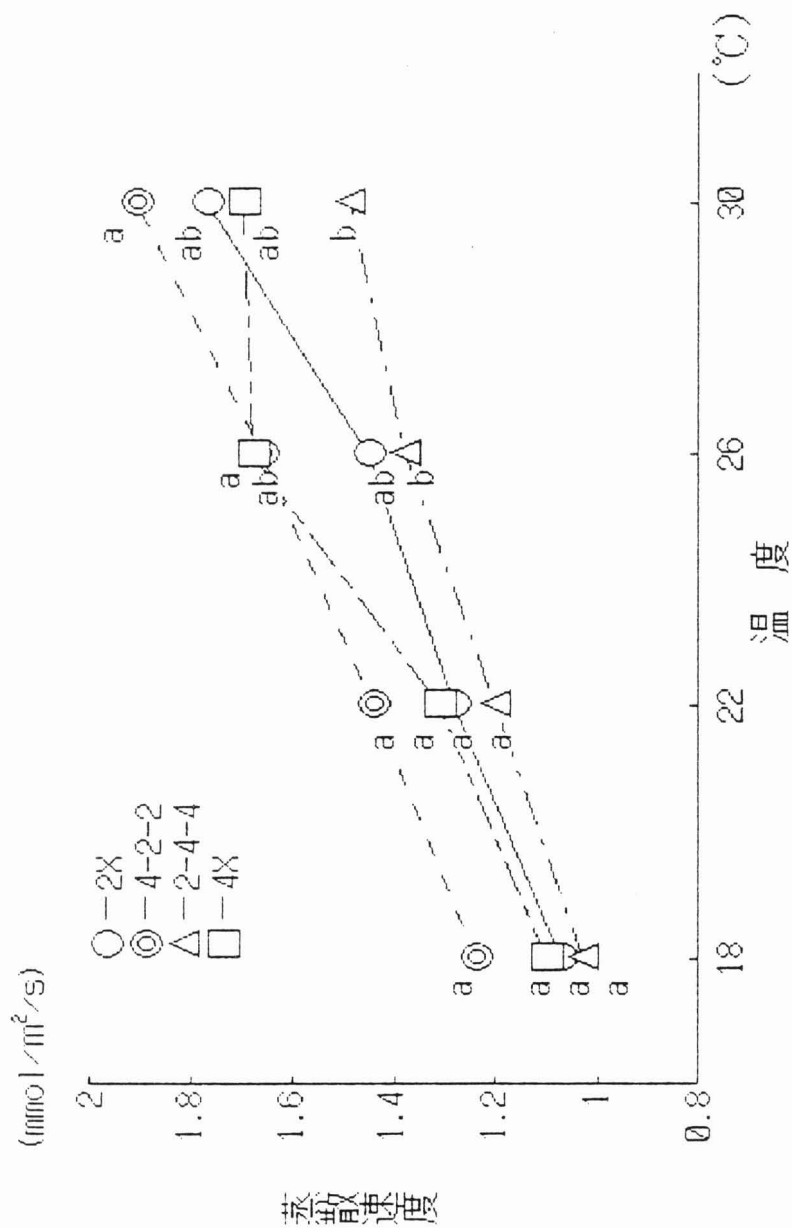
（2）圃場条件下における光合成特性

圃場条件下での2倍体、4倍体および細胞キメラ系統の気孔伝導度、蒸散速度および光合成速度を第38図～第40図に示した。

気孔伝導度は、4-2-2 または4倍体で高い値を示し、2倍体および2-4-4 の値は低かった（第38図）。蒸散速度も、4-2-2 または4倍体で大きく、2倍体および2-4-4 で小さかった。（第39図）。光合成速度は、4-2-2 および4倍体で、2倍体および2-4-4 より有意に高かった（第40図）。

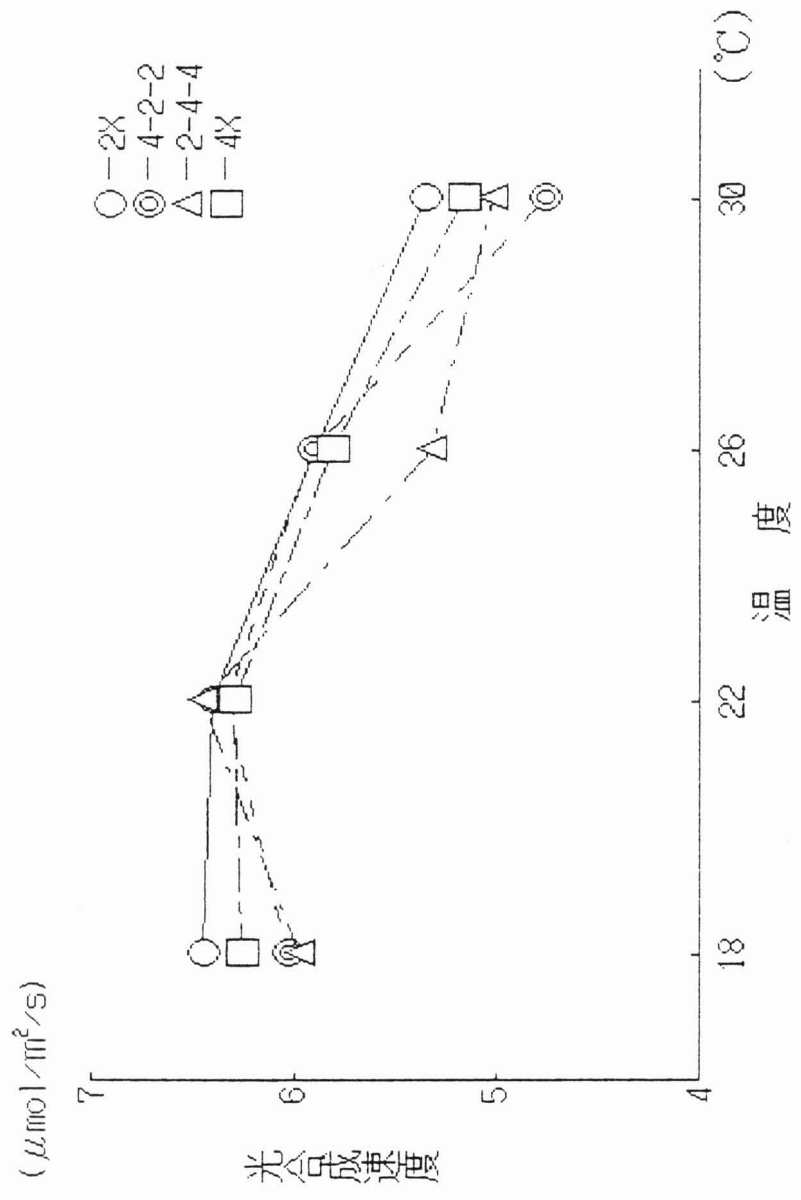
気孔伝導度と蒸散速度および光合成速度の間には、それぞれ正の高い相関関係があった（第41図）。

水利用効率（光合成速度／蒸散速度）と葉気温差（葉温－チャンバー内気温）の関係を第42図に示した。4倍体と4-2-2 は葉気温差が低く、水利用効率は低かった。逆に、2倍体および2-4-4 の葉気温差は大きく、水利用効率は高かった。



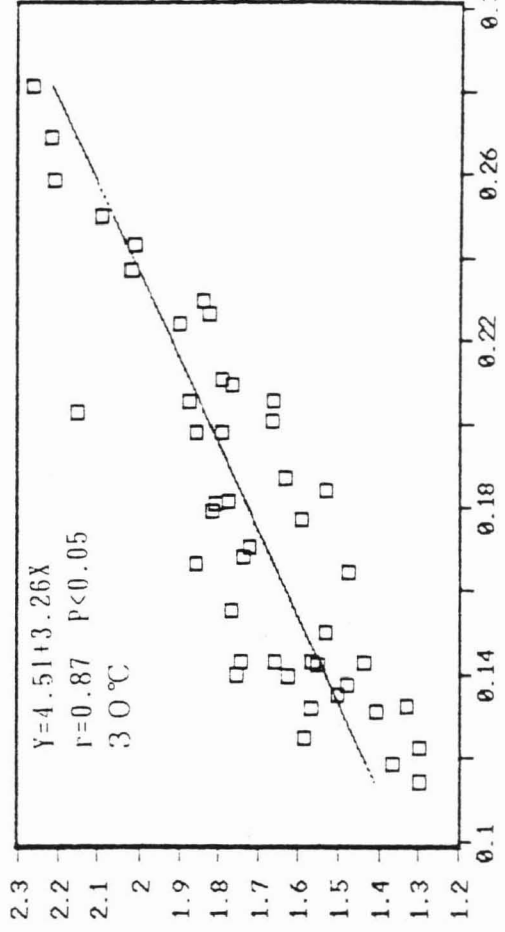
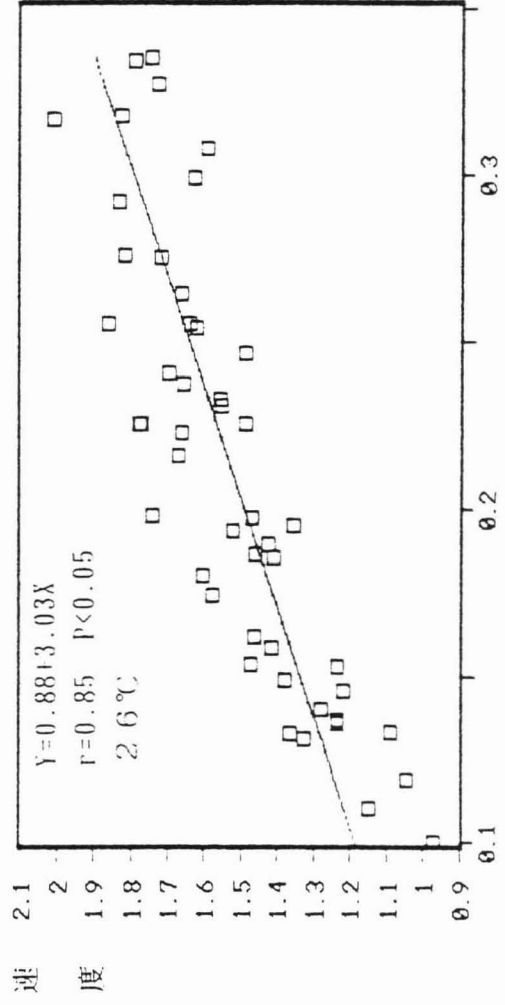
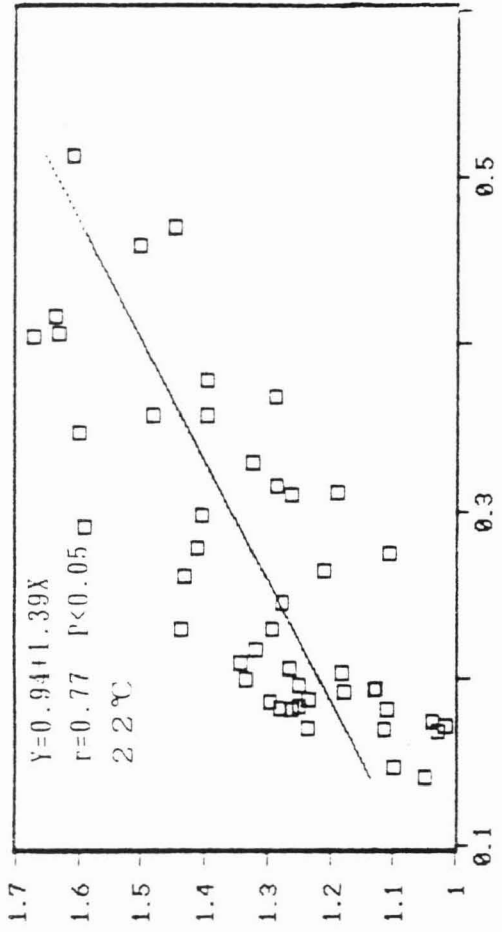
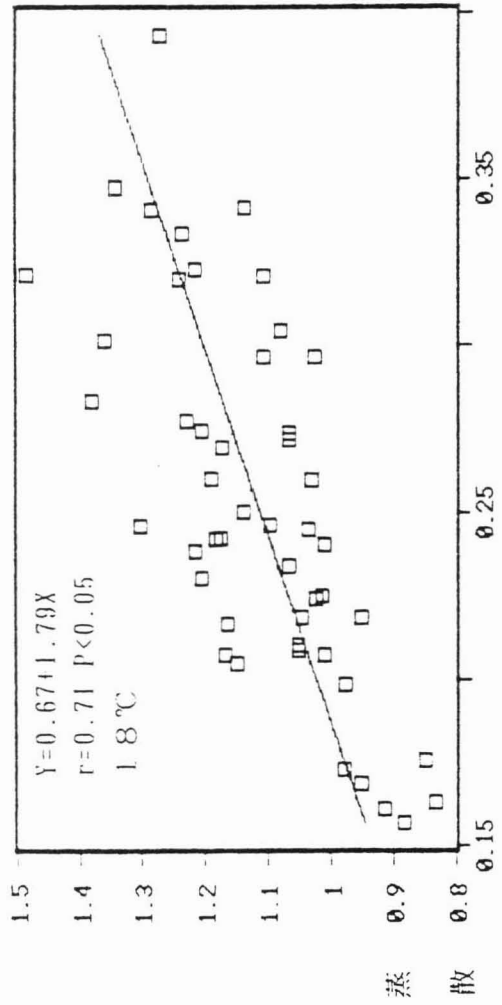
第34図 種々の温度条件下における2倍体, 4倍体および細胞キメラ体の蒸散速度

Kruskal-Wallis検定, Scheffeの多重比較 (P<0.05) による検定

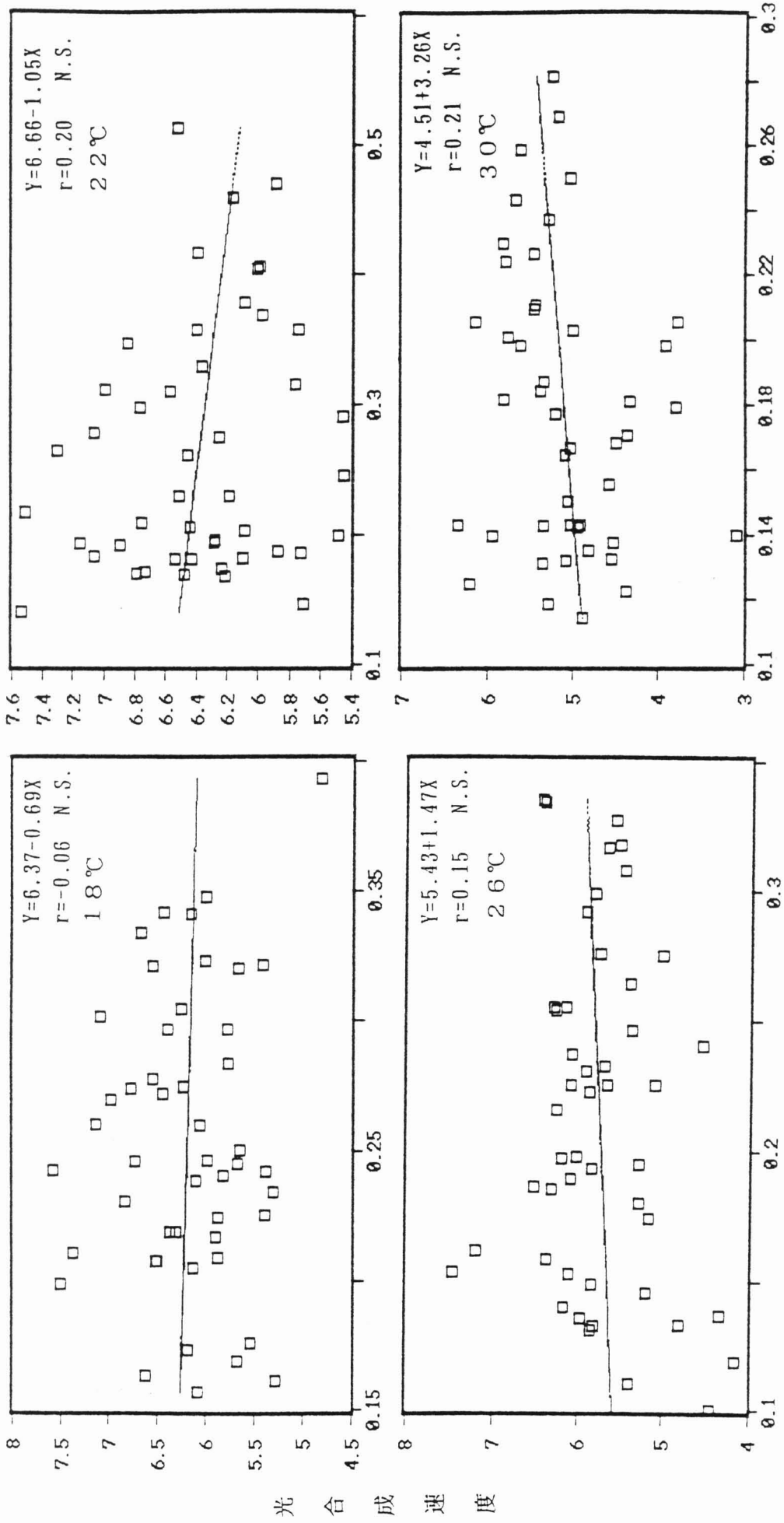


第35図 種々の温度条件下における2倍体、4倍体および細胞
キヌラ体の光合成速度

Kruskal-Wallis検定, Scheffeの多重比較 (P<0.05) による検定

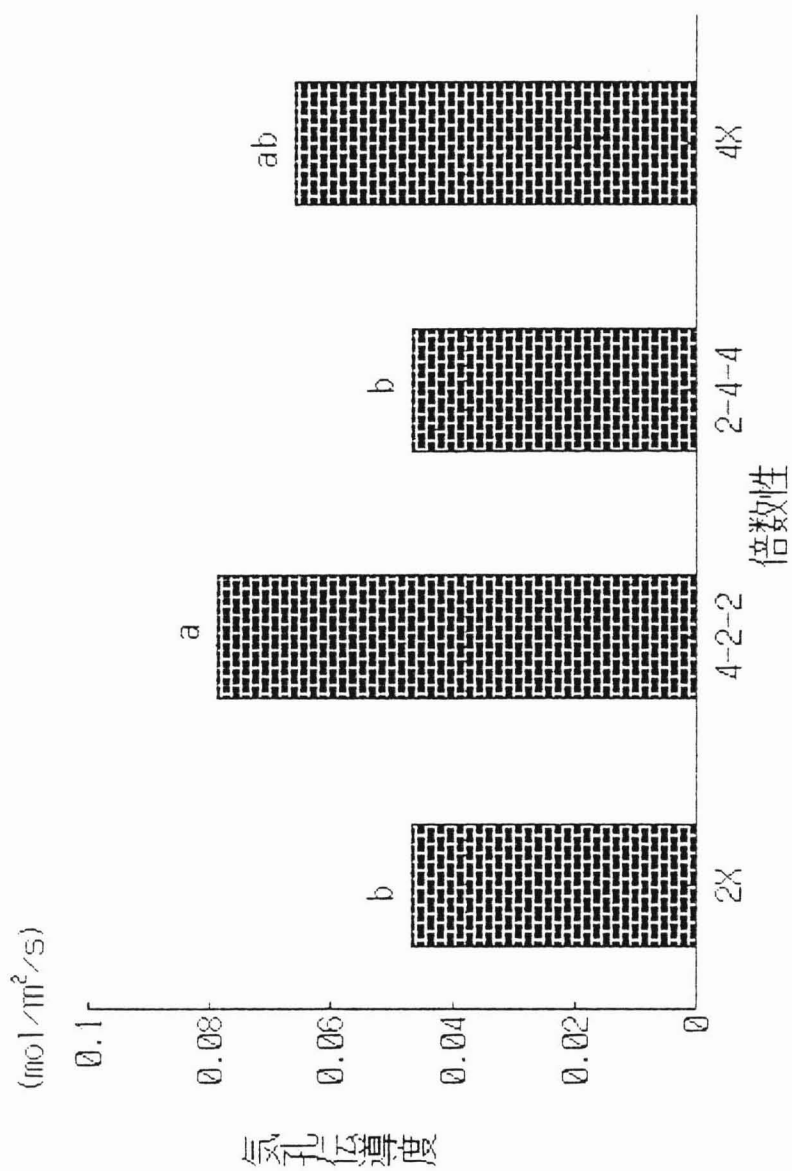


第36図 種々の温度条件下における気孔伝導度と蒸散速度間の相関関係



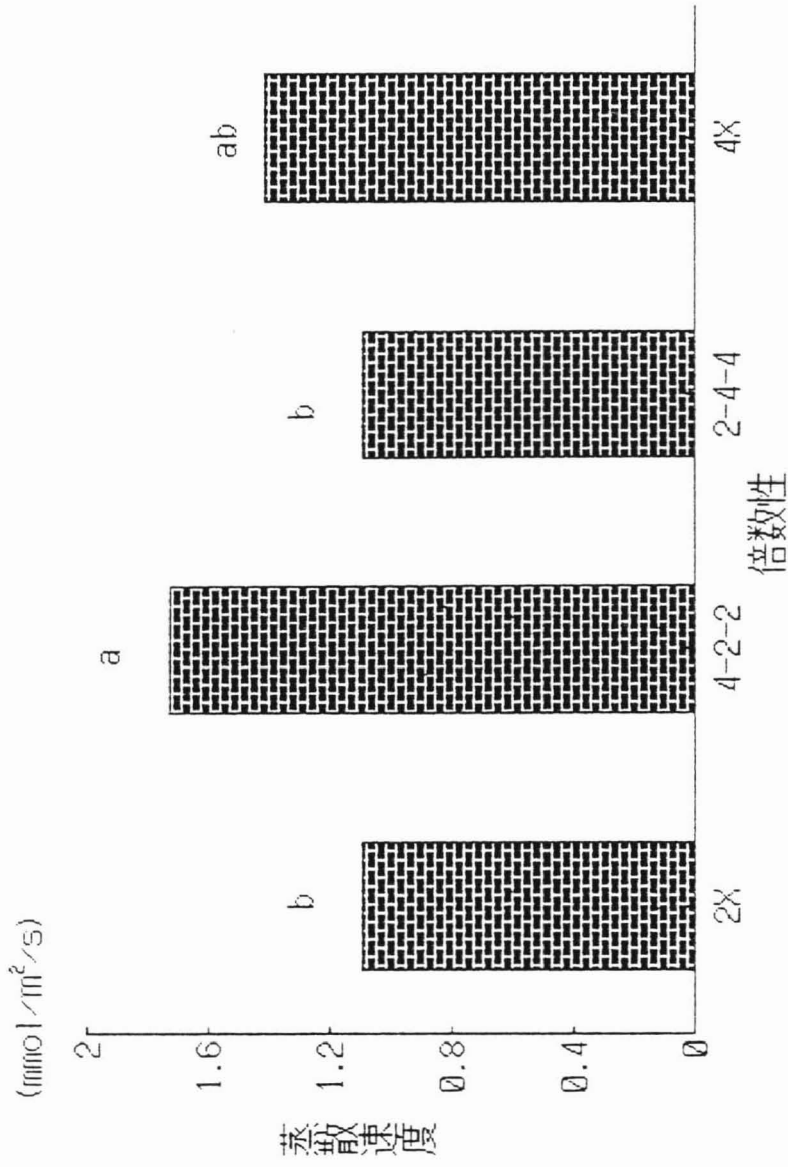
気孔伝導度

第37図 種々の温度条件下における気孔伝導度と光合成速度間の相関関係



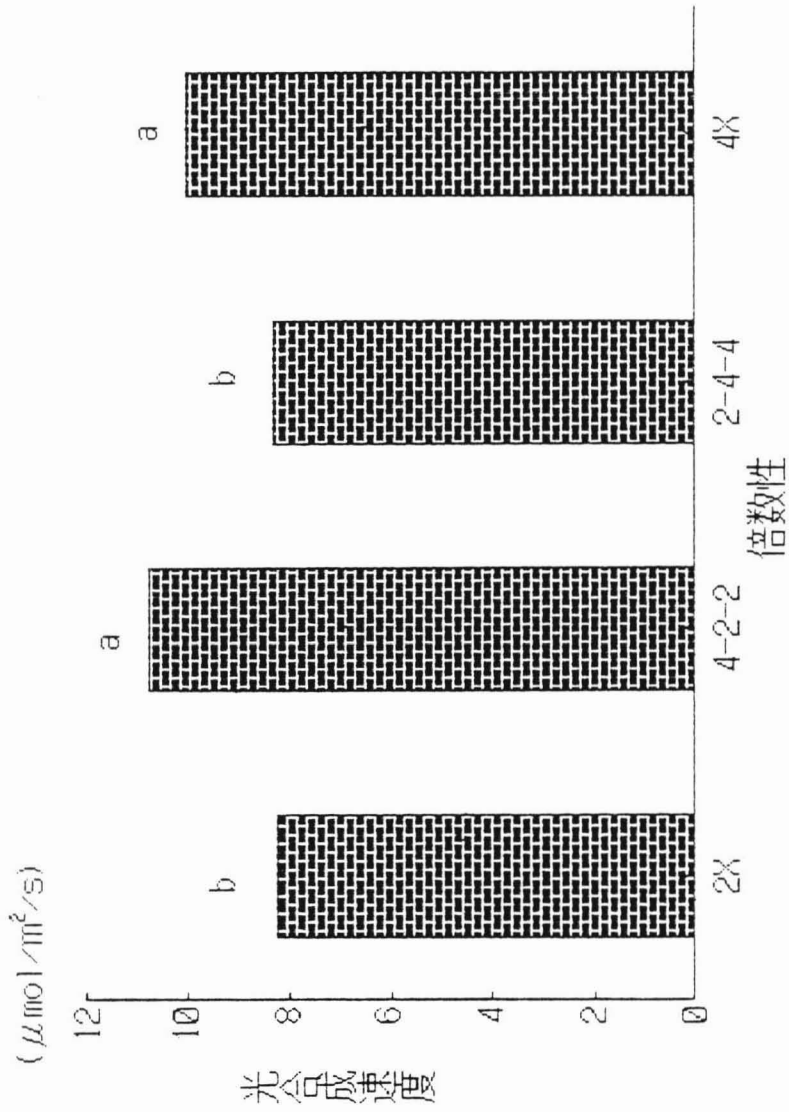
第38図 圃場条件下で測定した2倍体, 4倍体および細胞キメラ体の気孔伝導度

Kruskal-Wallis検定, Tukeyの多重比較 (P<0.05) による検定



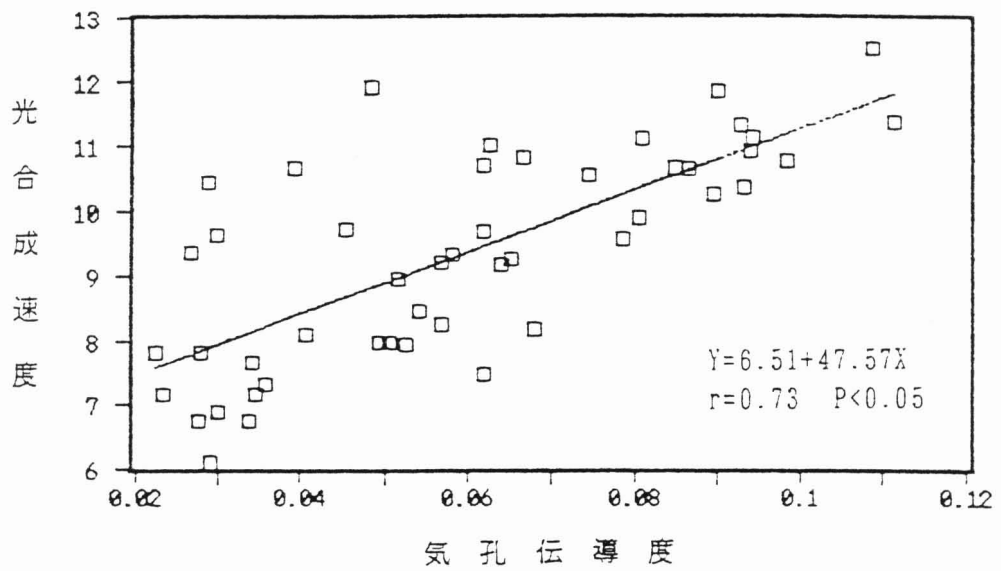
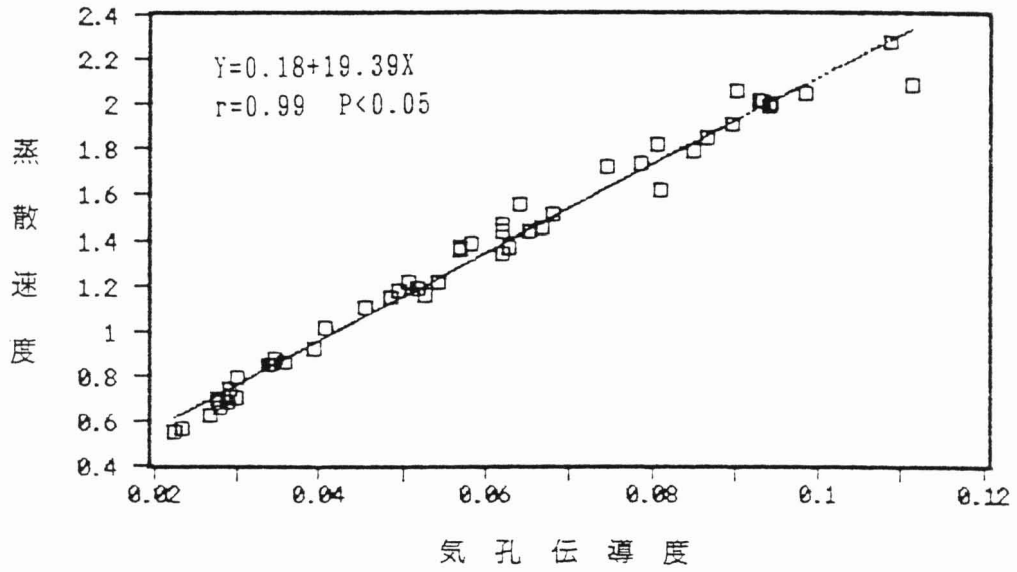
第39図 圃場条件下で測定した2倍体, 4倍体および細胞キメラ体の蒸散速度

Kruskal-Wallis検定, Tukeyの多重比較 ($P < 0.05$) による検定

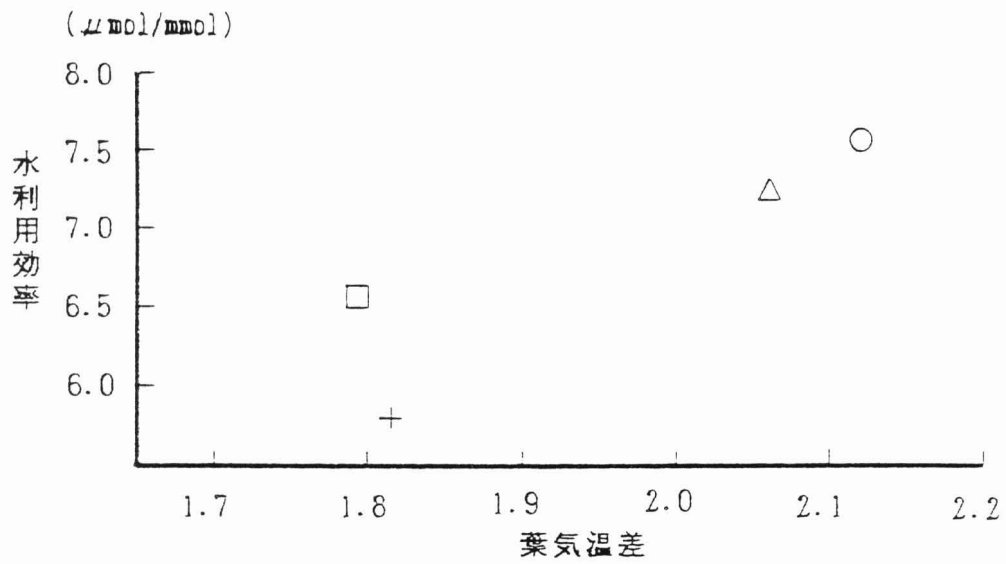


第40図 圃場条件下で測定した2倍体, 4倍体および細胞キメラ体の光合成速度

Kruskal-Wallis検定, Tukeyの多重比較 (P<0.05) による検定



第41図 圃場条件下における気孔伝導度と蒸散速度
 および光合成速度間の相関関係



第42図 圃場条件下で測定した2倍体, 4倍体および細胞キメラ体の水利用効率

○ 2倍体 + 4-2-2 △ 2-4-4 □ 4倍体

第4節 考察

気孔伝導度と光合成速度間（川満・縣，1987；遠山ら，1984），また，気孔伝導度と蒸散速度間（遠山ら，1984）には，正の相関があることが報告されている．本章で行った環境制御下の測定でも，気孔伝導度と蒸散速度間には高い正の相関関係（18℃： $r=0.71$ ，22℃： $r=0.77$ ，26℃： $r=0.85$ ，30℃： $r=0.87$ ）があり，4倍性表皮を有する系統の（4倍体および4-2-2）気孔伝導度，蒸散速度は，2倍性表皮を有する系統（2倍体および2-4-4）に比較すると高くなる傾向にあった．このことは，第4章で示したように，4倍体および4-2-2の単位葉面積当たりの全気孔面積が，2倍体および2-4-4のものより大きかったことを裏付けているものと思われる．しかしながら，気孔伝導度と光合成速度間には，相関関係は認められず，いずれの系統間にも光合成速度に関する有意差はなかった．

冬季の圃場条件下での測定は，1～2週間続いた曇天の天候から晴天に変化した日に行ったので，葉温が約29℃に上昇し，相対湿度は著しく低くなった．そのためか，気孔伝導度は低い値を示した．しかし，気孔伝導度と蒸散速度（ $r=0.99$ ）および気孔伝導度と光合成速度（ $r=0.73$ ）間には高い正の相関関係が認められ，4倍性表皮の4倍体および4-2-2は，2倍性表皮の2倍体および2-4-4に比較して，気孔伝導度，蒸散速度および光合成速度は高かった．すなわち，冬季の条件下では，表皮系以外の内層（第2および第3起源層）の倍数性の違いは，必ずしも光合成能力に関係なく，表皮の倍数化が光合成能力の向上に大きく関与していることを示している．また，一般に光合成速度とクロロフィル含量には，正の相関関係が認めら

れる場合が多い（鮫島・玖村，1972）4倍体および2-4-4のクロロフィル含量は，2倍体および4-2-2より多かったが，2倍体と4-2-2の間，4倍体と2-4-4のクロロフィル含量間には有意差はなかった（第9表）．このことも，冬季における光合成速度が表皮の倍数性に影響されていることを示唆している．

環境制御下での光合成測定では，気孔伝導度と光合成間に相関関係はなかった．しかし，冬季の圃場条件下での光合成測定時には，葉温が約29℃で，環境制御下の30℃条件下での葉温と大きな差異はなかった．また，圃場条件下での湿度は約35％で，環境制御下より低かった．したがって，環境制御下における気孔伝導度と光合成速度間の不相関には，環境制御下の光要因（弱光）が関与しているものと推察される．

2倍体と4-2-2間では，いずれの温度条件下でも4-2-2において高い蒸散速度を示した．このことは蒸散の促進される高温条件下で，4-2-2は2倍体より水分ストレスを受け易いことを示唆しているものと思われる．実際，圃場条件下では，2倍体および2-4-4の水利用効率は，4倍体および4-2-2より高かった．ワケギは水分ストレスを受けることにより結球が早まることが報告されている（大久保ら，1981）．そして，4-2-2は2倍体に比較して早期に結球することも報告されている（Adaniya・Tamaki，1991）．これらの報告は4-2-2における水分ストレスの受け易さを裏付けているように思われる．

本章では，ワケギの生育適温条件下では，表皮の全気孔面積の拡大（気孔サイズの拡大と気孔密度の低下）することによって，個葉の光合成能力が向上する可能性を示唆した．しかし，環境制御下で

第9表 2倍体, 4倍体および細胞
キメラ体のクロロフィル含量

倍数性	個体数	クロロフィル含量 (mg/dm ²)
2X	8	2.88 ± 0.08 ^z b ^v
4-2-2	8	3.09 ± 0.09 b
2-4-4	8	3.58 ± 0.09 a
4X	8	3.51 ± 0.10 a

^z 平均値 ± S E .

^v Duncan's多重検定 (P<0.05).

の明確な細胞キメラ体の光合成反応を観察できなかった。環境制御下および圃場の夏季・高温条件下での光合成特性調査は今後の検討課題として残された。

第7章 総合考察

自然倍数体における光合成能力の増大の要因として、葉肉組織における光合成関連酵素量およびクロロフィル含量の増加 (Josephら, 1981; Warnerら, 1987; Warnerら, 1989), および表皮の拡散抵抗の低下 (Byrne et al., 1981) が報告されている。一方、人為倍数体では、倍数体の光合成能力は、2倍体と比較して顕著な増加がないか、または低下することも報告されている (Bazzazら, 1982; Albuzioら, 1978)。しかも、環境条件 (光強度) によっては、2倍体と倍数体間における光合成能力の高低は、逆転することも報告されている (Frydrych, 1970)。

自然倍数体は、進化の過程で様々な淘汰圧が加わり、それぞれの環境に適応できるような遺伝的調節が働いている (駒井, 1963)。したがって、厳密には、遺伝的背景が異なる倍数体間の光合成能力の差異を、単純に染色体数の倍数化に関連して論議することはできないように思われる。倍数体における光合成能力については、倍数体間の遺伝的背景、ガス交換レベル (第1層: 表皮), 炭酸ガス固定レベル (内層) の倍数化に伴う生理・形態的变化などをも考慮しなければならないので、倍数体間の光合成能力の測定結果を考察することは容易ではないように思われる。

本研究では、人為的に育成した表皮の倍数性のみの異なる細胞キメラ体を、細胞当たりの仁の数によって検定し、それらのキメラ性の安定性、表皮の形態的特性、生育特性および光合成特性を調査した。本章では、第2章～第6章の結果を総合的に考察した。

Adaniya・Tamaki (1991) の報告と同様に、本研究で用いたワケ

ギの細胞キメラ体（4-2-2, 2-4-4）は、冬季の圃場条件下の栽培で、それぞれ2倍体および4倍体とは異なった生育反応を示した。すなわち、秋季の比較的高い温度条件下では、2倍性表皮を有する2-4-4の生育が良好となり、また、冬季の低温条件下では、4倍性表皮を有する4-2-2が2倍体または4倍体の生育を凌いだ。

このような倍数体および細胞キメラ体における生育特性の差異が、表皮の倍数性の違いに起因しているかどうかを調査するため、先ず倍数体および細胞キメラ体の表皮形態を調査した。4倍性の表皮を有する系統は、2倍性の表皮を有する系統に比較すると、気孔サイズは大きく、気孔密度は低かった。そして、気孔面積または単位葉面積当たりの全気孔面積は、4倍性表皮において高い値を示した。

冬季の圃場条件下での光合成測定では、4倍性表皮を有する系統（4倍体, 4-2-2）の気孔伝導度および蒸散速度は、2倍性表皮を有する系統（2倍体, 2-4-4）より高い値を示した。そして光合成速度は4倍性表皮を有する系統で高い値を示した。環境制御下での測定でも、4倍性表皮を有する系統の気孔伝導度および蒸散速度は、2倍性表皮を有する系統より高い値を示した。そして温度が上昇するにつれて、いずれの系統の気孔伝導度も低下した。このような系統の間の光合成特性の違いは、表皮の倍数性の違いから生じる表皮の形態的特性の相違に起因していることは明かである。

一般に、2倍体に比較して、4倍体の植物体の各器官は巨大化するが、分げつ数は少なくなる。そして4倍体と2-4-4の間または2倍体と4-2-2の間の形態特性は相似し、その相似性は第2層または第3層の倍数性に影響される（Tilney-Bassett, 1986）。秋季の比較的高い温度条件下では、2-4-4の形態は、4倍体よりはむしろ2

倍体または4-2-2 に類似し、分げつ数および葉数は増加した。このことは、2-4-4 は4倍体より耐乾性が高くなり、葉面積拡大力（収量）が向上した結果であろうと推察される。一方、冬季には、4-2-2 が草丈、分げつ数、葉数を増し、多収となった。水分蒸散の抑制される冬季には、4-2-2 の高い個葉の光合成能力が発揮された結果であろう。

一般に、作物の多収性と個葉の光合成能力との間には関係がないか、あるいはむしろ多収化に伴い個葉光合成能力は低下すると言われている（武田，1986）。このことについて、武田（1986）は、植物の作物化の過程で、大粒化・大穂化に意識的な選抜圧が加えられたので、無意識的にLAI が拡大されて、その結果拮抗的に葉の光合成速度は低下してきたと推察している。また、個体群のレベルでは、個体群光合成に直接関係する光合成パラメーターは、強光下での飽和光合成能力の強さでなく、弱光下での光合成能力の強さである。したがって、光合成速度と個体群光合成とは直接関係がなく、多収性とは無関係になると推論している。

ワケギは、筒状で直立した葉を有し、全体として疎な葉の空間的分布構造をしているので、群の状態でも葉層の深部まで光がよく透過し、全体の葉面受光量は多くなるものと思われる。このような受光体制を持つワケギでは、個体群においても、個葉光合成速度は低下することなく、個葉の光合成能力が多収性に寄与する可能性があると推察される。冬季の圃場での測定で、4-2-2 の収量が高くなったのは、4-2-2 の高い個葉の光合成能力とワケギ固有の葉の受光体制に関連しているものと思われる。また、夏季の高温期における光合成測定は行わなかったが、秋季の比較的高い温度条件下で2-4-4

の収量が高くなったのは、耐乾性の向上に関係している可能性があると思われる。

倍数体は、2倍体より環境適応能力を強化し、地理的水平および垂直分布を拡大している場合が多い（田中，1982）。本研究で示したように、表皮の倍数性を変化させることによって、光合成および乾物生産特性（環境適応能力）は変化した。したがって、倍数体の地理的分布の拡大には、表皮系の倍数化も大きく関与している可能性があると思われる。

細胞キメラをワケギの育種に利用するためには、細胞キメラのキメラ性が変化しないことが前提となる。一般に、第1層のみの倍数性が異なる細胞キメラ体（4-2-2，2-4-4など）の層状構造は、自然条件下での増殖で安定していることが報告されている（Tilney-Bassett，1986）。ワケギの細胞キメラ体（4-2-2，2-4-4）も、圃場条件下および試験管内条件下で安定的に増殖することが可能であった。したがって、ワケギの細胞キメラ体は、実験植物としてはもとより、育種的に利用することも可能である。

ワケギは、主として葉ネギとして利用されるため、葉身長の増加は、品質を向上させ、市場性を高めることになる。秋季の比較的高い温度条件下で、2-4-4は2倍体より草丈が高くなり、収量が増加した。一方、冬季には、4-2-2の収量が増加し、草丈も高くなった。このように、細胞キメラ体を利用することによって、高温または低温伸長性を備えた品種を極めて短期間に育成することが可能となる。さらに、ワケギの種内における既存の生態・形態変異（藤枝，1980）と細胞キメラ体によって拡大された生態・形態変異を組み合わせることによって、不稔性の栄養繁殖性作物であるワケギの効率的な育

種が展開されるものと思われる。

摘 要

本研究の目的は、細胞キメラ利用によるワケギの育種の可能性を検討することである。ワケギおよびネギの細胞キメラ（4-2-2, 2-4-4）および倍数体（2倍体, 4倍体）を植物材料とし、以下の事項について検討した。1）細胞当たりの仁の数による倍数性検定法、2）細胞キメラ体の増殖とキメラ性の安定性、3）気孔特性、4）生育特性、5）光合成特性。

1. ネギの細胞キメラ体および倍数体では、ネギのL1及びL2の倍数性は、それぞれ孔辺細胞及び葉肉細胞当たりの仁の最大数で検定できた。ワケギのL1及びL2の倍数性も、それぞれ孔辺細胞及び葉肉細胞当たりの仁の最大数または最頻値によって決定できた。
2. コルヒチン処理当代のキメラ性は、圃場条件下での増殖時に激しく変化した。しかし、育成後3年を経過した4-2-2及び2-4-4のキメラ体は安定的であった。0.1~1.0ppm BA+0.5ppm NAA添加の寒天培地で、キメラ性は大きく変化した。しかし、0~0.125ppm BA添加培地で、キメラ性の変化はなかった。
3. 4-2-2及び4倍体は、2倍体及び2-4-4より有意に低い気孔密度と大きい気孔を有していた。4倍体及び4-2-2の単位葉面積当たりの気孔面積は、2倍体及び2-4-4より大きかった。
4. 秋季には2-4-4の収量が高く、冬季には4-2-2の収量が増加した。
5. 冬季の圃場条件下で、4倍体及び4-2-2の気孔伝導度、蒸散速

度は、2倍体および2-4-4より高くなり、光合成速度も高くなった。以上の結果より、秋季における2-4-4の多収性は、高い耐乾性によるものであり、また冬季における4-2-2の多収性は、高い光合成能力によってもたらされたものと推察される。したがって、ワケギでは、細胞キメラ利用による育種の展開が期待される。

引用文献

- Abu-Qaoud, H., R. M. Skirvin and E. Chevreau. 1990. In vitro separation of chimeral pears into their component genotypes. *Euphytica* 48:189-196.
- Ackerman, W. L. and H. Dermen. 1972. A fertile colchiploid from a sterile interspecific *Camellia* hybrid. *J. Hered.* 63:54-59.
- Adaniya, S., K. Fujieda., E. Matsuo. and T. Ogawa. 1978. Karyotypes and origin of Allium wakegi. *Chrom. Inf. Service* 24:16-18.
- Adaniya, S. and S. Tamaki. 1991. Colchicine-induced cytochimeras of Allium wakegi Araki and their growth characteristics. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 60:105-112.
- Albuzio, A., P. Spettoli and G. Cacco. 1978. Changes in gene expression from diploid to autotetraploid status of Lycopersicon esculentum. *Physiol. Plant.* 44:77-80.
- Bazzaz, F. A., D. A. Levin, M. Levy and M. R. Schmierbach. 1982. The effect of chromosome doubling on photosynthetic rates in Phlox. *Photosynthetica* 17:89-92.
- Bush, S. R., E. D. Earle and R. W. Langhans. 1976. Plantlets from petal segments, petal epidermis and shoot tips of the periclinal chimera Chrysanthemum morifolium 'Indianapolis'. *Amer. J. Bot.* 63:729-737.
- Butterfass, T. 1983. A nucleotypic control of chloroplast

- reproduction. *Protoplasma* 118:71-74.
- Byrne, M. C., C. J. Nelson and D. D. Randall. 1981. Ploidy effects on anatomy and gas exchange of tall fescue leaves. *Plant Physiol.* 68:891-893.
- Cole, D. F. and A. K. Dobrenz. 1970. Stomate density of alfalfa (Medicago sativa L.). *Crop Sci.* 10: 61-63.
- Dernoeden, P. H. and J. D. Butlar. 1978. Drought resistance of kentucky bluegrass cultivar. *HortScience* 13:667-668.
- Dernoeden, P. H. and J. D. Butlar. 1979. Relation of various plant characters to drought resistance of kentucky bluegrass. *HortScience* 14:511-512.
- Dobrenz, A. K., L. N. Weight, A. B. Humphrey, M. A. Nassengle and W. R. Kneebonn. 1969. Stomate density and its relationship to Water-Use Efficiency of bluepanic grass (Panicum antidotale Retz). *Crop Sci.* 9:354-357.
- Eenink, A. H. and J. M. Alvarez. 1975. Indirect selection for tetraploidy in Lettuce (Lactuca sativa L.). *Euphytica* 24:661-668.
- Ellis, J. R. and R. M. Leech. 1985. Cell size and chloroplast size in relation to chloroplast replication in light-grown wheat leaves. *Planta* 165:120-125.
- Frydrych, J. 1970. Photosynthetic characteristics of diploid and tetraploid forms of Brassica oleracea var. gongyloides grown under different irradiance. *Photosynthetica* 4:139-145.

- Hermesen, J. G. TH. and A. J. E. De Boer. 1971. The effect of colchicine treatment on Solanum acaule and S. bulbocastanum; A. complete analysis of ploidy chimeras in S. bulbocastanum. Euphytica 20:171-180.
- Hussay, G. and A. falavigna. 1980. Origin and production of in vitro adventitious shoots in the onion, Allium cepa L.. J. Exp. Bot. 31:1675-1686.
- Fujieda, K., N. Matsuoka and Y. Fujita. 1979. Vegetative multiplication of onion, Allium cepa L., through tissue culture. J. Japan Soc. Hort. Sci. 48:186-194.
- 藤枝國光・安谷屋信一・大久保敬・高橋基一・松尾英輔. 1980. ワケギ (Allium wakegi Araki) の種内分化に関する研究. 園学雑. 49:180-188.
- Gupton, C. L. 1989. Production of nonchimeral colchiploid in Rubus species by tissue culture. Euphytica 44:133-135.
- Jessop, C. M. and N. C. Subrahmanyam. 1984. Nucleolar number variation in Hordeum species, their haploids and interspecific hybrids. Genetica 64:93-100.
- Johson, R. T. 1980. Gamma irradiation and in vitro separation of chimeral genotypes in carnation. HortScience 15: 605-606.
- Jones, H. G. 1987. Breeding for stomatal characters. p.431-443. In: E. Zeiger, G. D. Farquhar and I. R. Cowan (eds.). Stomatal function. Stanford Univ. Press, Stanford California.

- Joseph, M. C., D. D. Randall and C. J. Nelson. 1981. Photosynthesis in polyploid tall fescue. II. Photosynthesis and ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase of polyploid tall fescue. *Plant Physiol.* 68:894-898.
- Kasperbauer, M. J., T. G. Sutton, R. A. Andersen and C. L. Gupton. 1981. Tissue culture of plants from a chimeral mutation of tobacco. *Crop Sci.* 21:588-590.
- Kato, Y. 1954. Descriptive and experimental cytology in Allium II. Chromosome breakage in the seedling of Allium. *Bot. Mag. Tokyo* 67:122-130.
- Kato, Y. 1956. Descriptive and experimental cytology in Allium III. Deficiency of satellites in the nucleolar chromosomes. *Jap. J. Genet.* 31:9-14.
- 川満芳信・縣和一. 1987. 水稻個葉の光合成速度, 蒸散速度及び気孔伝導度における品種間差異. *日作紀.* 56(4):563-570.
- Knecht, G. N. and E. R. Orton, Jr. 1970. Stomate density in relation to winter hardiness of Ilex opaca Ait. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 95:341-345.
- 駒井卓. 1963. 遺伝学に基づく生物の進化. p.305-330. 培風館. 東京.
- Langer, A. and A. K. Koul. 1983. Studies on nucleolus and nucleolar chromosomes in angiosperms VII. Nature of nucleolar chromosome polymorphism in Allium cepa var. viviparum (Metzg.) Alef. *Cytologia* 48:323-332.
- Liang, G. H., A. D. Dayton, C. C. Chu and A. J. Casady.

1975. Heritability of stomatal density and distribution on leaves of grain sorghum. *Crop Sci.* 15 :567-570.
- 増井貞雄. 1981. 葉ネギ・春夏どり栽培. 農業技術大系 野菜編 8. ネギ, タマネギ, ニンニク 他ネギ類. p.237-278. 農文協. 東京.
- McPheeters, K. and R. M. Skirvin. 1983. Histogenic layer manipulation in chimeral 'Thornless Evergreen' trailing blackberry. *Euphytica* 32:351-360.
- Miskin, K. E. and D. C. Rasmusson. 1970. frequency and distribution of stomata in berley. *Crop Sci.* 10:575-578.
- Najcevska, C. M. and G. J. Speckmann. 1968. Number of chloroplasts and pollen grain pores in diploid and tetraploid vaieties of some Trifolium species. *Euphytica* 17:357-362.
- Navashin, M. 1934. Chromosome alteration caused by hybridization and their bearing upon general genetic problems. *Cytologia* 5:169-203.
- 大久保敬・安谷屋信一・高橋基一・藤枝國光. 1981. ワケギ (Allium wakegi Araki) の球形成に関する研究. 園学雑 50:37-43.
- Phke, K. A. and R. M. Leech. 1987. The control of chloroplast number in wheat mesophyll cells. *Planta* 170:416-420.
- Pierik, R. L. M. and H. H. M. Steegmans. 1983. Vegetative propagation of a chimeral Yucca elephantipes Regel in vitro. *Scientia Hortic.* 21:267-272.
- Pratt, C., D. K. Ourecky and J. Einset. 1967. Variation in apple cytochimeras. *Amer. J. Bot.* 54:1295-1301.

- Rutland, R. B., H. L. L. Chang. and J. E. Pallas, Jr. 1987.
Stomatal density of snapdragon as a possible determinant
of transpiration. HortScience.22:599-601.
- 鮫島宗明・玖村敦彦. 1972. 葉における色素の含量および種類と光
合成. 戸苅義次監修. 作物の光合成と物質生産. p.85-86. 養賢
堂
- Schubert, I., H. Ohle and P. Hanelt. 1983. Phylogenetic
conclusion from giemsa banding and NOR staining in Top
onions (Liliaceae). Pl. Syst. Evol. 143:245-256.
- Setter, T. L., L. E. Schrader and E. T. Bingham. 1978.
Carbon dioxide exchange rates transpiration, and leaf
characters in genetically equivalent ploidy levels of
alfalfa. Crop Sci. 18:327-332.
- Standring, L. S., G. J. Pringle and B. G. Murray. 1990. The
control of chloroplast number in Solanum muricatum Ait.
and Cyphomandra betacea (Cav.) Sendt. and its value as an
indicator of polyploidy. Euphytica 47:71-77.
- 武田友四郎, 1986. 作物進化の一側面. 赤沢暁編. 資源 植物遺伝
・進化・生化学. p.173-207. 学会出版センター. 東京.
- Tan, Geok-Yong and G. M. Dunn. 1975. Stomatal length,
frequency, and distribution in Bromus inermis Leyss. Crop
Sci. 15:283 -286.
- 田中隆荘. 1982. 核型の進化. 木原均監修 植物遺伝学 V.生態
遺伝と進化. p.462-493. 裳華房. 東京.
- Tashiro, Y., S. Miyazaki and K. Kanazawa. 1982. On the

- shallot cultivated in the countries of southeastern Asia.
Bull. Fac. Agr. Saga Univ. 53:65-73.
- Tashiro, Y. 1984. Cytological studies on the origin of Allium wakegi Araki. Bull. Fac. Agr. Saga Univ. 56:1-63.
- Ticha, I. 1982. Photosynthetic characteristics during ontogenesis of leaves. 7. Stomata density and sizes. Photosynthetica 16:375-471.
- Tijo, J. H. and A. Levan. 1956. An interesting formation of one satellited chromosome in an individual of Allium cepa. Anal. Estac. Exper. Aula Dei. 2:185-190.
- Tilney-Bassett, R. A. E. 1986. Plant chimeras. p.63-79. Edward Arnold. Great Britain.
- 遠山 枉雄・竹内 芳親・黒柳 直彦・杉本 勝男. 1984. 光強度変化による高温乾燥条件下でのラッキョウの水利用効率と気孔拡散伝導度. 鳥取大砂丘研報. 23:11-18.
- Walton, P. D. 1974. The genetics of stomatal length and frequency in clones of Bromus inermis and the relationships between these traits and yield. Can. J. Plant Sci. 54:749-754.
- Warner, D. A., M. S. B. Ku and G. E. Edwards. 1987. Photosynthesis, leaf anatomy, and cellular constituents in the polyploid C₄ grass Panicum virgatum. Plant Physiol. 84:461-466.
- Warner, D. A. and G. E. Edwards. 1989. Effects of polyploidy on photosynthetic rates, photosynthetic enzymes, contents

of DNA, chlorophyll, and sizes and numbers of photosynthetic cells in the C₄ dicot Atriplex confertifolia. Plant Physiol. 91:1143-1151.

渡辺好郎・山口彦之. 1983. 突然変異育種. p.120-144. 養賢堂. 東京.

Zen, S. 1961. Chiasma studies in structural hybrids VI. Heteromorphic bivalent and reciprocal translocation in Allium fistulosum. Cytologia 26:67-73